

**SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM**

**Természettudományi és Informatikai Kar**

**Környezettudományi Doktori Iskola**

**Ökológiai Tanszék**

**Táplálékforrás, szignál, fertőzésgóc – tetemek  
szerepe egyes hangyafajoknál  
(Hymenoptera: Formicidae)**

**Doktori (PhD) értekezés**

**Maák István Elek**

**Témavezető: Dr. Markó Bálint docens**

**Belső konzulens: Prof. Dr. Gallé László professzor emeritus**

**Szeged**

**2015**

# Tartalom

1. Bevezetés .....	4
1.1. A szociális élet főbb jellemzői .....	4
1.2. A szociális élet egyes negatív hozadéakai és hatásai ellensúlyozása.....	8
1.3. Munkamegosztás és szociális védekezés .....	11
1.3.1. Munkamegosztás.....	11
1.3.2.Hulladék- és tetemkezelés.....	12
1.3.3. Hulladékgödrök, temetők, mint térbeli konstrukciók.....	14
1.4. Veszély- és egyedfelismerés .....	18
1.4.1. A kutikuláris szénhidrát-mintázat (CHC-profil) szerepe az információátadásban ....	18
1.4.2. Kompetítorok felismerése .....	20
1.4.3. Tetemfelismerés .....	21
1.5. Tetemek jelzésértéke kompetitív helyzetekben .....	24
1.6. A tetem, mint táplálékforrás.....	25
2. Célkitűzések.....	27
2.1. Tetemek szerepe a fajok közötti információközlésben .....	27
2.2. A tetem, mint táplálékforrás.....	27
2.3. A tetem, mint fertőzésforrás.....	28
2.4. Tetemkezelés és munkamegosztás .....	28
3. Anyag és módszer .....	29
3.1. Vizsgált fajok .....	29
3.2. Kísérleti elrendezés és módszerek.....	32
3.2.1. Terepi vizsgálatok .....	33
3.2.2. Laboratóriumi vizsgálatok .....	33
3.3. Statisztikai elemzések .....	34
4. Eredmények .....	37

4.1. Jelek vagy jelentéktelen tárgyak: riválisok tetem-diszkriminációja <i>Formica</i> fajoknál	37
4.1.1. A <i>Formica cinerea</i> tetem-diszkriminációja .....	37
4.1.2. Rabszolga és rabszolgatartó fajok tetemei szociálp parazita szemmel .....	45
4.1.3. Tetem-felismerés és kezelés a <i>Formica polyctena</i> erdei vöröshangya fajnál .....	52
4.2. Tetemek, mint táplálékforrás .....	55
4.2.1. Táplálékforrás-diszkrimináció és a mesterséges tetemszag hatása .....	55
4.2.2. Fészektárs tetemek fogyasztása a <i>F. polyctena</i> esetében .....	57
4.3. Tetemek, mint potenciális fertőzésforrások felismerése és kezelése .....	63
4.4. Tetemkezelés és munkamegosztás .....	66
5. Diszkusszió .....	69
5.1. Rivális tetemek: jelek vagy jelentéktelen tárgyak .....	69
5.1.1. <i>Formica cinerea</i> tetem-diszkriminációja .....	69
5.1.2. Rabszolga és rabszolgatartó fajok tetemei szociálp parazita szemmel .....	72
5.1.2. Tetem-felismerés és -kezelés a <i>Formica polyctena</i> erdei vöröshangya fajnál .....	76
5.2. Tetemek, mint táplálékforrás .....	78
5.2.1. Táplálékforrás-diszkrimináció és a mesterséges tetemszag hatása .....	79
5.2.2. Fészektárs tetemek fogyasztása a <i>F. polyctena</i> esetében .....	80
5.3. Tetemek, mint fertőzésforrás .....	82
5.4. Munkamegosztás a hulladékkezelés során .....	84
6. Köszönetnyilvánítás .....	87
7. Irodalomjegyzék .....	88
8. Összefoglalás .....	102
9. Summary .....	107
10. A dolgozat témaköréből megjelent publikációk jegyzéke .....	111
11. Egyéb publikációk jegyzéke .....	114

„Mint hangya seregnek portyáz elül őrsé,  
S ha ennivalót lát, azt meglepi törzse,  
Fészket üt a földben, váj bele tág magtárt,  
Folyosókat, cellát, alagutat, raktárt,  
És a laza földet addig szedi, bontja,  
Míg össze nem omlik aláásott hantja.”

(Arany László: Elfrida, részlet)

## 1. Bevezetés<sup>1</sup>

### 1.1. A szociális élet főbb jellemzői

A társas élet számos előnnyel kecsegtet (pl. a ragadozókkal szembeni hatékonyabb védelem, sikeresebb táplálékszerzés stb.) a magányos életmóddal szemben, ezért a törzsfjlődés során több formája és fokozata alakult ki (Gallé 2013). A csoportos szerveződés egyik legfejlettebb formája az euszociális életmód, amelynek jellemzői az együtt élő több generáció, az ivadékgondozásban való kooperáció, az egyedek közötti munkamegosztás – mely sok esetben morfológiai különbségekkel is társul –, valamint a reprodukív munkamegosztás (Gallé 2013). Az euszociális életmódra legjellegzetesebb példaként említhetők az egyes rovarcsoportok, mint a hangyák (Formicidae), termeszek (Blattodea: Termitoidae), társas redősszárnyú darazsak (Vespidae) és méhek (pl. Apidae), de akad példa a gerinces állatok körében is, mint a csupasz turkáló (*Heterocephalus glaber*).

Az euszociális létforma előnyeit a hangyák (Hymenoptera: Formicidae) szempontjából vizsgálva az első dolog, ami legelőször szembetűnik az a nagy gyakoriságuk. A Földön körülbelül 23-24 ezer fajuk él, de egyes becslések szerint a fajszám 30 és 90 ezer között van (Keller és Gordon 2010), ebből mintegy 13 ezret írtak le (Bolton 2014), ez a rovarfajok majdnem két százalékát, az állati biomasszában azonban akár 15–25 százalékát is kiteheti (Hölldobler és Wilson 1990). Gyakoriságuk mértékét példák sorával lehetne alátámasztani, de a leglenyűgözőbbek a trópusi vidékekről kerülnek ki: a braziliai Amazóniában a hangyák biomasszája akár négyszerese is lehet az ott élő szárazföldi gerincesekének, míg az elefántcsontparti szavannák egy hektárján egy adott időpontban több

---

<sup>1</sup> A Bevezetés a tetemek kezelésével és szerepével foglalkozó Review kéziratnak a kibővített változata

mint hétezer kolónia összesen 20 millió dolgozóval van jelen (Hölldobler és Wilson 1990). Magyarországi gyepeken hektáronként 10-20 ezer közé tehető a kolóniák száma, bár egyedszámuk mesze elmarad a trópusiaktól (Gallé 1979).

A nagy gyakoriság változatos előfordulással társul, ugyanis minden kontinensen megtalálhatók fajaik, ráadásul olyan élőhelyeken is megjelennek, ahol a viszontagságos körülményeknek köszönhetően csak kevés, jól alkalmazkodott faj képes a fennmaradásra (Hölldobler és Wilson 1990). Méretüktől és igényeiktől függően fészkeiket bárhol megtalálhatjuk a földtől a lombkoronáig, vagy épp a saját lakásunkban is. Építhetnek több méter magas dombfészkeket, de kisebb fajaik megtelepedhetnek parányi preformált üregekben is, mint például egy tölgymakk vagy elhagyott gubacs. Változatos előfordulásuknak, és hatalmas biomasszájuknak köszönhetően nagy hatással vannak a környezetükre, ahol közvetlenül vagy közvetetten befolyásolják más élőlények élőhelyét és előfordulását. Életmódjuk révén egyes ragadozó fajaik jelentősen csökkenthetik élőhelyük ízeltlábú közösségeinek diverzitását és abundanciáját, maggyűjtő fajaik számos növényfaj magterjesztéséért felelősek, míg a levélvágó fajok a táplálékul szolgáló gombák termesztéséhez évente közel 500 kg zöld lombot is begyűjthetnek (Hölldobler és Wilson 1990). Egyes fajok fontos ökoszisztéma mérnökök lehetnek, valamint jelentős szerepet játszhatnak egyes tápanyagok körforgásában is (Hölldobler és Wilson 1990). Több ezer ízeltlábú, gomba és növényfajjal alkotnak mutualista kapcsolatot, valamint több mint 2000 ízeltlábú faj utánozza megjelenésüket (műrmekomorfia) vagy valamelyik tulajdonságukat (Grimaldi és Engel 2005).

A nagy sikerességüknek köszönhetően a hangyákkal szemben más csoportok nemigen tudnak „labdába rúgni”, így legnagyobb ellenségeik is egyéb hangyafajok közül kerülnek ki (Hölldobler és Wilson 1990). Közösségeiken belüli interspecifikus kapcsolataikra a negatív interakció a jellemző. Közösségeik szerkezetét leginkább a táplálékért és az alkalmas fészkelő területekért folyó intra- és interspecifikus kompetíció határozza meg (Braschler és Baur 2003), mely az ökológiai igények átfedése esetében közeli rokon, vagy akár teljesen eltérő hangyafajok esetében is kialakulhat (Hölldobler 1988). Általában két faj között minél kisebb a morfológiai, viselkedésbeli, és ökológiai hasonlóság, annál kisebb a közöttük lévő kompetíció is (Mabelis 1984; Gallé 1986; Hölldobler és Wilson 1977; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Levings és mtsai. 1981).

A viselkedésbeli, kommunikációs, és agresszivitásbeli eltérésekből adódóan, a hangyafajok között hierarchia viszonyok alakulnak ki (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Cerdá és mtsai. 2013). Ezen hierarchia valamint a szociális

szerveződés alapján elkülöníthetünk **territoriális** hangyafajokat, amelyek dolgozói a fészek körül egy territóriumot védenek az egyazon fajhoz, illetve más hangyafajokhoz tartozó rivális kolóniákkal szemben. Az **agresszív** (*encounter*) szintet képviselő fajok nem territoriálisak, de agresszívan védik a táplálékforrást, a hozzá vezető ösvényt és a kolóniát. A legalacsonyabb szintet a **szubmisszív** fajok képviselik, melyek más fajok dolgozóit elkerülik, és csak fészük védelme esetében agresszívek. A fentiek alapján feltételezhető, hogy a territoriális hangyafajok kizárják egymást. A territoriális és „encounter” fajok könnyen keveredhetnek agresszív összetűzésekbe, így együttes előfordulásuk nem valószínű (pl. Hölldobler és Wilson 1977; Savolainen és mtsai. 1989). A szubmisszív fajok együtt élhetnek az erősebb fajokkal (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Pisarski és Vepsäläinen 1989), de fontosak lehetnek azon foltok, ahol a domináns faj jelenléte gyengébb (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Czechowski és Markó 2005), ugyanis ellenkező esetben a táplálékforrások mennyisége nem teszi lehetővé a fészek megfelelő fejlődését és maturációját (azaz ivaros egyedek létrehozatalát) (Savolainen és Vepsäläinen 1988). A potenciális rabszolga *Serviformica* fajok mégis gyakran fordulnak elő a territoriális fajok közelében, ugyanis ez utóbbiak sok esetben védelmet nyújthatnak a rabszolgatartó fajok hadjárataival szemben (Czechowski 2006; Czechowski 2007a; Dobržanska és Dobržanski 1989; Czechowski és Markó 2006).

Mindezek ellenére feltételezik, hogy a kompetíciónak a közösség alakításában betöltött szerepe kevésbé hangsúlyos, ugyanis a fajok közötti együttélést számos más tényező is befolyásolja, mint a hőmérséklet, nedvességtartalom, paraziták és ragadozók jelenléte, élőhely szerkezete, valamint a készletek tulajdonságai is (Davidson 1977; Vepsäläinen 1978; Gallé 1994; Gibb 2011; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Markó és Czechowski 2004; Czechowski és Vepsäläinen 2009; Levings és mtsai. 1981; Cerdá és mtsai. 2013; Czechowski és mtsai. 2013).

A fajok közötti interakciók egyik különleges válfaja a szociálp parazitizmus, melynek során a paraziták társas szerveződésű gazdafajok szociális rendszerét használják ki. A szociálp parazita rendszer hangyák esetében is kialakulhat, melyeknél a cél lehet például a parazita faj könnyebb táplálékhoz jutása, védettsége egy másik faj közelsége miatt, vagy akár a könnyebb kolóniaalapítása (Wasmann 1891; Buschinger 2009; Hölldobler és Wilson 1990). A parazita fajok új kolóniaalapítására jellemző, hogy általában egy királynőjük bejut a rabszolga faj fészkébe, és ott átveszi annak szerepét, felhasználva az így leigázott dolgozókat saját ivaros egyedeinek a felnevelésére (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990). Esetenként az is megfigyelhető, hogy a rabszolgatartó faj

elkergeti az idős dolgozókat és az ivarosokat, így csak a frissen kikelt egyedek vesznek részt rabszolgaként az idegen dolgozók felnevelésében (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990; Mori és mtsai. 2001). Az idegen kolónia átvétele általában egy időben történik a rabszolgaszerző hadjáratok támadásával (Mori és mtsai. 2000; 2001).

Az **ideiglenes szociálp parazita** fajok esetében a rabszolga dolgozók idővel nem pótlódnak, így a szociálp parazita faj kolóniája egyfajos kolóniává válik. Ha a dolgozók valamilyen úton pótlódnak, akkor **tartós szociálp parazitizmus**-ról beszélünk, melynek egyik válfaja az **inkvilinizmus**. Ezen fajok királynői általában nem hoznak létre saját dolgozókat, és csak az új ivarosok minél nagyobb számú létrehozására specializálódtak (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990). Elkülöníthetők gazda-királynő toleráns és intoleráns fajok (Buschinger 2009). Míg az előbbiek együtt élnek az anyakirálynővel és annak petéi közé csempézik sajátjaikat, addig az utóbbiak vagy királynő nélküli fészkeket foglalnak el, vagy megölik egyes gazda kolóniák királynőjét, és annak dolgozóit használják fel saját ivaros utódaik létrehozására (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990). A szociálp parazitizmusnak ez az egyik leggyakrabban előforduló típusa (ide tartozik a legtöbb ismert faj) (Buschinger 2009). A tartós szociálp parazitizmus egy másik válfaja a **rabszolgatartás** vagy **dulózis** (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990). Az ide tartozó fajok életük során folyamatosan rabolnak újabb, rabszolga fajokhoz tartozó lárvákat és bábokat, így a rabszolga fajok jelenléte állandó lesz a kolónia életében (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990; Mori és mtsai. 2001). Az úgynevezett rabszolgatartás (dulózis) lehet fakultatív vagy obligát típusú. A **fakultatív rabszolgatartó** fajoknál (pl. a nálunk is élő *Formica sanguinea*) általában a rabszolgatartó faj is el tudja látni a legfontosabb feladatokat (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990; Mori és mtsai. 2000; Mori és mtsai. 2001), de mégis a rabszolgák pótlása folyamatos, ugyanis feltehetően ezek sokkal hatékonyabbak egyes feladatok ellátásában (Mori és Le Moli 1988). Jelenlétük a rabszolgatartó dolgozók „leépüléséhez” vezet, ugyanis azok többé nem, vagy csak ritkábban látnak el rabszolgák által végzett feladatokat (Mori és Le Moli 1988). Az **obligát rabszolgatartó** fajok (pl. a nálunk is élő *Polyergus rufescens*) életképtelenek a rabszolga faj egyedei nélkül, ugyanis az előbbi faj dolgozóinak rágói az ellenség elpusztítására és a bábok cipelésére specializálódtak (Buschinger 2009; Sudd és Franks 1987; Hölldobler és Wilson 1990; Johnson és mtsai. 2001; Mori és mtsai. 2001). Ennek tudható be, hogy ezeknél a fajoknál a rabszolga faj képes csökkenteni a rabszolgatartó faj kolóniáinak a méretét (kifejezetten a fiatal királynők számát) a lárvák és

bábok pusztítása, vagy akár csak a gondoskodás mellőzése révén is (Achenbach és Foitzik 2009; Pamminer és mtsai. 2012). Ez azért lehetséges, mert az obligát rabszolgotartó dolgozók rabszolgák hiányában képtelenek ivadéknevelési feladatok ellátására (Mori és Le Moli 1988).

## **1.2. A szociális élet egyes negatív hozadékai és hatásai ellensúlyozása**

A csoportos életmód, minden előnye mellett komoly egészségügyi veszélyeket is rejt, hiszen az egyedek közötti intenzív kapcsolatok elősegítik a betegségek terjedését (Graham 2007; Soeprono és Rust 2004; Choe és Rust 2008; Cremer és mtsai. 2007; Wiltz és mtsai. 2010). Entomopatogén gombával fertőzött tetemek hatására például *Myrmica rubra* kolóniákban megnőtt a dolgozók mortalitása, ellenben a bábok mortalitása időben csak később jelentkezett (Diez és mtsai. 2015). Ez annak tudható be, hogy azon hangyafajok, melyeknek bábjait bábbőr borítja, nagyobb védettséget élveznek egyes entomopatogén gombákkal szemben (Tragust és mtsai. 2013). A csoportos tevékenységek és életmód következtében keletkező nagy mennyiségű hulladékon is számos patogén mikro- (baktériumok, vírusok, egysejtűek, gombák) és makroparazita (atkák, fonálférgek, egyes rovarok) megtelepedhet (Graham 2007; Howard és Tschinkel 1976; Pereira és Stimac 1992; Fisher és mtsai. 1996; Boomsma és mtsai. 2005; Cremer és mtsai. 2007; Chouvenc és mtsai. 2012), ráadásul a fészekbeli viszonylag stabil körülmények hozzájárulhatnak ezen patogének elszaporodásához, így gyors eltávolításuk létfontosságú (Visscher 1983; Pereira és Stimac 1992; Oi és Pereira 1993). Például a *Pseudacanthotermes spiniger* természetfaj ivaros egyedei pleometrozis esetében (több ivaros hím és nőstény alapít fészket) eltemetik az elpusztult ivarosakat, ugyanis ellenkező esetben a tetemeken rövid időn belül gombák és baktériumok jelennek meg (Chouvenc és mtsai. 2012).

A hangyák a talajban való fészkelésük, a földfelszínen való táplálékkeresésük, valamint a mindenevő táplálkozási módjuknak köszönhetően leginkább férgekkel és entomopatogén gombákkal fertőződhetnek (Boomsma és mtsai. 2005). A felhalmozódó maradványok, az ún. hulladék jelenléte negatív hatással lehet a közelükben élő és tevékenykedő egyedek fitneszére, amely leginkább a rövidebb átlagéletkorban mutatkozik meg, és a fertőzéseknek való magas kitettségéből adódik. Az ilyen módon megnövekedett mortalitás előbb-utóbb a szociális struktúra felbomlásához vezethetne, ugyanis felülmúlná a szociális életmódból származó előnyöket (Hart és mtsai. 2001; 2002). Ennek



ellensúlyozására számos védekezési mechanizmus alakult ki. Azokat a társas tevékenységeket, amelyek a patogén eltávolítását, vagy megjelenésének megelőzését (profilaxis) szolgálják, szociális immunitásnak nevezzük (lásd Cremer 2007).

A szociális immunitás számos állatfajnál és még egyes baktériumoknál is megfigyelhető, melynek eredményeképpen a szülők vagy csoporttagok befektetnek az utódok vagy a többi csoporttag immunitásának (pl. egyes fajok fungicid anyagokat termelő baktériumokkal védik a petéket) növelésébe (Schmid-Hempel 2005; Cotter és Kilner 2010). A rovaroknál általában megfigyelhető, hogy egy fertőzés után az egyedek nagyobb védettséget élveznek az adott patogénnel szemben, de ez számos tényezőtől függően (pl. táplálékellátottságtól, nemtől, életciklusbeli stádiumtól) változhat (Schmid-Hempel 2005). Például azok a hangyakolóniák, melyek könnyebben költöztek, sokkal többet fektettek az immunvédelembe, míg azok, amelyek inkább helyben maradtak, konzisztensen hatékonyabban távolították el a tetemeiket és agresszívebbek voltak idegen kolóniák tagjaival szemben (Scharf és mtsai. 2012).

A szociális rovarok a patogének ellen úgynevezett „kollektív” immunitással védekeznek, ezáltal is csökkentve az amúgy fokozottabban jelentkező negatív hatásokat (Cotter és Kilner 2010; Sun és Zhou 2013). Az euszociális rovaroknál ezen hatások ellensúlyozására számos viselkedési/védekezési stratégia alakult ki: fészektársak tisztogatása, öntisztogatás, patogének és a fertőzött területek elkerülése, tetemek elcipelése, eltemetése és/vagy feldarabolása, temetők kialakítása, agresszív viselkedés a fertőzött egyedekkel szemben, fertőzött egyedek elvándorlása vagy azok elpusztítása a fészektársak által (Marikovsky 1962; Visscher 1983; Graham 2007; Oi és Pereira 1993; Heinze és Walter 2010; Boomsma és mtsai. 2005; Cremer és mtsai. 2007; Evans és mtsai. 2011; Reber és mtsai. 2011; Karmakar és mtsai. 2012; Okuno és mtsai. 2012; Sun és Zhou 2013; Diez és mtsai. 2015). Bizonyos fajok felismerik az egyes környezeti elemeken lévő, a különböző fajhoz tartozó gombaspórákat és elkerülik azok kutikulán való megtapadását (Boomsma és mtsai. 2005; Yanagawa és mtsai. 2009; Tragust és mtsai. 2013). Egyes hangyafajokon végzett vizsgálatok kimutatták, hogy a már fertőzött egyedek esetében megnőtt az öntisztogatás mértéke, valamint a fészekbe újonnan visszatérő egyedeket társaik a fertőzéstől függetlenül, minden esetben tisztogatták, mely viselkedések jelentősen csökkentették a felületükön lévő spórák számát (Chouvenc és mtsai. 2008; Yanagawa és mtsai. 2009; Reber és mtsai. 2011; Konrad és mtsai. 2012; Csata és mtsai. 2014). A tisztogatása révén a spórák átadódhatnak egyik dolgozóról a másikra, kiváltva egy alacsony intenzitású fertőzést a tisztogatást végző dolgozóknak, amely beindítja specifikus

védekezési enzimek termelését, védettséget és nagyobb túlélést eredményezve (Konrad és mtsai. 2012). Úgy tűnik, hogy a kolóniák fel tudják mérni a fertőzéssel járó veszélyességi szintet, és ahhoz igazítják a higiéniai viselkedésekbe való befektetést: a fertőzött tetemeket megérintő dolgozók az érintés után nagyobb arányban végeztek higiéniai viselkedéseket, és a dolgozók közötti kapcsolatok száma is lecsökkent (Diez és mtsai. 2015).

Hangyákhoz hasonlóan, egyes természetfajok esetében is sikerült kimutatni, hogy a *Metarhizium anisopliae* entomopatogén gombafaj spóráinak terjedése és a gomba szaporodási aránya minimálisra csökkent a dolgozótársak tisztogatása és a fertőzésben elpusztult egyedek elfogyasztása révén (Chouvenc és mtsai. 2008). A fertőzés mértéke különbözött a fejlődési stádiumok között: a fejlettebb dolgozók ellenálló képessége és a fertőzött egyedek elfogyasztásának mértéke is nagyobb volt (Rosengaus és Traniello 2001). A gombafonalas tetemeket az erdei vöröshangyák is feldarabolták és elfogyasztották, ellenben a szürke konídiumokkal rendelkezőket soha nem hasznosították táplálékként (Marikovsky 1962). Erdei vöröshangyák esetében azt is megfigyelték, hogy a fészükbe megszáradt gyantadarabokat hordanak, melyek fertőtlenítő hatásuk révén csökkentik az egyes patogének okozta mortalitást mind a lárvák, mind az adult egyedek esetében (Chapuisat és mtsai. 2007). Valószínű, hogy a fertőzések elkerülésére irányul az elhullott egyedek temetőbe cipelés előtti feldarabolása (pl. Marikovsky 1963), valamint a fertőzött hangyaegyedek jellegzetes viselkedési mechanizmusai is. Például egyes fajok esetében a fertőzött dolgozók sokkal „antiszociálisabban” viselkedtek, mint a nem fertőzött társaik, így kevesebb alkalommal vettek részt trofallaxisban (szociális gyomorban tárolt táplálék regurgitáció révén történő átadása hangyaegyedek között), kevesebb időt töltöttek a fészekben és az ivadékok körül, agresszívebbek voltak az idegen fajtársakkal szemben, több időt töltöttek önmaguk tisztogatásával (Bos és mtsai. 2012; Diez és mtsai. 2015), vagy egyszerűen csak elvonultak a kolóniájuk aktivitási területéről és több időt tartózkodtak a hulladéktelep közelében (nem végeztek munkát a hulladékkupacon) (Graham 2007). Nem figyeltek meg változást a fertőzött egyedek CHC-profiljában, mégis a fészektársak többet tisztogatták őket, mint egészséges fészektársaikat, legalábbis a fertőzést követő első és második napon, feltehetően azért, mert a gomba 2–4 nap után hatol be a szervezetbe (Bos és mtsai. 2012).

Ezek a viselkedési mechanizmusok a rovarirtó szerek (pl. fipronil) hatásainak ellensúlyozásában/csökkentésében is nagy szerepet játszanak (Graham 2007), de bizonyos esetekben a fészektársaknak való átadásért és ezáltal a kolónia pusztulásáért is felelőssé tehetők (Soeprono és Rust 2004; Choe és Rust 2008; Wiltz és mtsai. 2010). A fenti

mechanizmusok hatékonyságát az is bizonyítja, hogy a paraziták részéről megfigyelhetőek higiéniai viselkedéseket gátló adaptációk: például ha egy gombafajban lehetővé tették egy neuro-peptid kifejeződését, akkor a hangyagazdánál specifikusan gátolta a higiéniai viselkedések kifejeződését és növelte a gomba virulenciáját (Fan és mtsai. 2012).

### **1.3. Munkamegosztás és szociális védekezés**

#### 1.3.1. Munkamegosztás

A szociális rovarok sikere a munkamegosztás következményeként megnövekedett forráskiaknázási és feladatvégzési hatékonyságnak köszönhető (Hölldobler és Wilson 1990). Egy egyed egy adott időpontban csak egy helyen lehet jelen, de egy szociális faj kolóniájának dolgozói egy időben számos foltot lefedhetnek, sokféle feladatot teljesítve. Ez egyrészt lecsökkenti a költséges „utazási időt” a különböző feladatok között, továbbá a feladatok megoszlanak a dolgozók között, ugyanis egy feladat további alfeladatokra osztható, melyeket több együttműködő kaszt vagy dolgozó végezhet (Ratnieks és Anderson 1999). Ezen nagyszámú és változatos feladatokat különböző viselkedésű, korú és morfológiájú egyedek, vagy ún. kasztok láthatják el (Wilson 1980; Camargo és mtsai. 2007). Például egyes fajoknál a kisebb dolgozók ivadék és királynő gondozási illetve kereső feladatokra, míg a nagyobb méretűek a fészek védelmére vagy táplálékraktározásra specializálódtak (Stapley 1999; Oster és Wilson 1978; Hölldobler és Wilson 1990). Az *Atta laevigata* eltérő módon reagál a különböző támadásokra: a gerincesek ellen általában a nagyméretűekkel, fajtárs kolóniákkal való harcok során a kisméretű dolgozókkal védekezik (Whitehouse és Jaffe 1996).

A dolgozók esetében megfigyelhető egy korral járó feladatváltás is (Hölldobler és Wilson 1990), amelynek velejárója az időszakos specializáció egy adott feladat teljesítésére. Ez az ismétlés és tanulás révén tovább növeli egy feladat ellátásának hatékonyságát (Oster és Wilson 1978; Anderson és Ratnieks 1999; Ratnieks és Anderson 1999). A tetemcipelést az *Acromyrmex versicolor* esetében egy pár egyed végzi, annak ellenére, hogy a dolgozók 80%-a kapcsolatba lépett velük (Julian és Cahan 1999). Ezekben a kolóniákban a tetemcipelési feladatokat ellátó dolgozók aránya kisebb volt, mint 30%. A méhek esetében is megfigyeltek tetemcipeléssel foglalkozó időszakosan specializált dolgozókat, melyek életük egy szakaszában nagy hatékonysággal távolították el a tetemeiket (a dolgozók 1–2%;

Visscher 1983). Specializáció szempontjából nagyon fontos lehet a dolgozó térbeli helyzete is. Például a *Temnothorax unifasciatus* dolgozók az életük során egy adott fészek-részben fordultak elő, ellátva a közelükben felmerülő feladatokat. Ezen „térbeli hűség zónák” mérete egy év során változhat, továbbá a fészek széle fele haladva ezek mérete és a dolgozók aktivitásának mértéke is egyre nagyobb lesz (Sendova-Franks és Franks 1993; 1995).

Munkamegosztás megjelenésének több oka lehet (pl. a kolónia méretének növekedése) és általában elmondható, hogy ez a feladatok elvégzési hatékonyságának növekedésével jár (Anderson és Ratnieks 1999; Ratnieks és Anderson 1999). Ilyen feladatok lehetnek a zsákmány vagy más anyagok szállítása, fészekkarbantartás vagy -építés, kolóniaköltözés, rabszolga tartó hadjáratok vagy éppen a gombakertek eltávolítása (Ratnieks és Anderson 1999; Anderson és Ratnieks 2000). Például a *Probolomyrmex dammermani* kereső egyedei megfogják az áldozatot (soklábúakkal táplálkozik), és a fészekhez szállítják, a többi dolgozó „feldolgozza” azt és a hulladékot a fészek bejárata köré helyezik (Ratnieks és Anderson 1999). Azon fajoknál, ahol nem figyelhető meg munkamegosztás, a generalista dolgozók segítségével egy feladat elvégzésének hatékonysága könnyedén a maximumon tartható, ugyanis feladatváltással könnyedén fenntartható az optimális dolgozósám, viszont ha a munkamegosztás morfológiai elkülönülés nélkül van jelen, a további egyedek toborzásával érhető el nagyobb hatékonyság (Ratnieks és Anderson 1999). A fiatal *Temnothorax* dolgozók aktívan keresik a betöltetlen feladatokat, és hosszabb ideig ellátják azokat (Anderson és Ratnieks 1999), ezáltal rugalmasan reagálva a környezetük változásaira és az ezzel változó koloniális igényekre (Camargo és mtsai. 2007). *Pogonomyrmex barbatus* esetében úgy tűnik, hogy a találkozások gyakorisága határozza meg egy dolgozó által a jövőben végzett feladatot, azaz ha egy dolgozó sok fészekhigiéniai viselkedést végző dolgozóval találkozik, akkor nagy valószínűséggel vált ezen feladat elvégzésére. Ez a folyamat is elősegíti a munka mennyiségének pontosabb megbecslését és egy rugalmasabb válaszlépést tesz lehetővé változó körülmények között (Gordon és Mehdiabadi 1999). Általánosságban elmondható, hogy a kolónia méretének növekedésével nő a munkamegosztás mértéke és az egyedi dolgozók specializációja is (Holbrook és mtsai. 2011).

### 1.3.2. Hulladék- és tetemkezelés

Feltevődik a kérdés, hogy vajon milyen összefüggés lehet a hangyakolónia mérete, a fertőzés intenzitása, és az általuk folytatott tisztogatási munkálatok mértéke között? A hulladékkupacok/temetők által a csoportra vonatkozó egészségügyi kockázat mértéke

szoros összefüggésben lehet a kolónia nagyságával: a fokozottabb aktivitás növeli a fészekben felgyülemelő hulladék mennyiségét, mely lecsökkenti a hangyadolgozók élettartamát, és növeli a mortalitási rátájukat (Bot és mtsai. 2001; Diez és mtsai. 2014; 2015). Ezen veszélyek csökkentése érdekében a hangyák aktívan kezelik a hulladékot. Az *Escovopsis* gomba-patogénnel fertőzött *Atta colombica* fészkek esetében jelentősen megnőtt a hulladék kupacokon dolgozó hangyák egyedszáma, azonban a növekedés nem volt összefüggésben a fertőzés mértékével. Ebből arra következtettek, hogy fertőzés esetében e fajok „a minden vagy semmi” elvet követve a teljes erre fordítható dolgozó „mennyiséget” bevetik (Bot és mtsai. 2001; Hart és mtsai. 2002). Ez a specializált dolgozók számának növekedése mellett leginkább a közepes méretű (generalista) tartalékos dolgozók bevetését jelentette. A hulladék eltakarítása után az utóbbiak nagy része visszatért eredeti feladatához (Waddington és Hughes 2010). A fertőzésmentes fészkek esetében tapasztalt alacsony egyedszám e feladatkör költségességét tükrözik (fészekmérettől függetlenül) (Bot és mtsai. 2001). A *Linepithema humile* esetében nem találtak összefüggést a kolónia genetikai diverzitása és mérete, valamint a tetemcipelés hatékonysága, és az azt végző dolgozók száma között, amely feltételezésük szerint inkább a tetemek számával volt összefüggésben (Rosset és mtsai. 2005).

A veszélyes feladatkör elvégzésének hatékonysága növekedhet a dolgozók specializációja révén is. A levélvágó-hangyakolóniák esetében ismert, hogy több hulladékkamrával rendelkeznek, és vannak csak a hulladékon dolgozó egyedeik (Hart és Ratnieks 2001; Waddington és Hughes 2010; Bot. és mtsai. 2001; Ballari és mtsai. 2007), amelyek ráadásul akár 25%-al kisebb testmérettel rendelkeznek, mint kereső vagy fészkepítő társaik (Waddington és Hughes 2010; Ballari és mtsai. 2007). Ezen specializált egyedek (mindössze 20) hatékonyságát mutatja, hogy a kihelyezett 100 papír darabot (kísérleti szemét) 2 órán belül több mint 10 centiméterrel arrébb helyezték (Bot és mtsai. 2001; Hart és mtsai. 2002). Az *Atta echinator* levélvágó hangyafaj esetében a hulladékkezeléssel foglalkozó dolgozók leginkább közepes, kisebb mértékben kis, míg legkisebb mértékben a nagy dolgozók közül kerültek ki (Waddington és Hughes 2010). E dolgozók fő feladata a többi dolgozó által a kupac szélén elhelyezett „hulladék darabok” kupacra hordása, és azok elrendezése. A hulladéktelepen dolgozó egyedekkel szemben a fészektársak agresszíven viselkedtek, amelyek ebből kifolyólag nem, vagy csak nagyon ritkán hagyták el a telepet (Hart és Ratnieks 2001; Waddington és Hughes 2010; Ballari és mtsai. 2007).

A hulladékkupacon dolgozó egyedeket a patogén mikroorganizmusoknak való magas kitettségéből adódó nagy fertőzésveszély fenyegeti, amelyet az is bizonyít, hogy a dolgozók csak pár napig maradtak életben (Hart és Ratnieks 2001). *Atta colombica* esetében ezt a feladatkört általában az idős dolgozók látták el (Hart és Ratnieks 2001), de a dolgozók kora fajonként változhat, ugyanis bizonyos fajok esetében ezek fiatalabbak lehetnek a kereső egyedeknél (Waddington és Hughes 2010). A fentiek alapján elmondható, hogy hulladékkezelés során tapasztalt munkamegosztás a morfológiai tényezők mellett korcsoportok alapján is megvalósulhat. A *Solenopsis invicta* esetében annak ellenére, hogy a dolgozók között van méretbeli különbség is, a tisztogatási feladatokat bármelyik egyed elvégezheti (Howard és Tschinkel 1976), hasonlóan az ugyancsak polimorf *Pogonomyrmex badius*-hoz. Az utóbbi fajnál az első egyed mely találkozott egy elhullott fajtársával, a hulladéktelepre cipelte azt (Wilson 1958). Hasonlóan korfüggő elkülönülést figyeltek meg más szociális rovaroknál is, így például méheknél a közepes korosztályú dolgozók egy elkülönült alcsoportja végzi időszakosan a tisztogatási feladatok nagy részét, azonban ezek fejlettebbek más feladatokat ellátó társaiknál, ugyanis a bejárat védelmét ellátó dolgozókhoz hasonlóan sokkal hamarabb váltanak át táplálékkeresésre (Visscher 1983; Trumbo és mtsai. 1997). A fertőzésesély ellenére nem minden faj esetében figyelhető meg egy elkülönült, csak a hulladékkezeléssel foglalkozó dolgozócsoporthoz. A *Myrmica rubra* esetében azt tapasztalták, hogy a hulladékkupacon munkálatokat végző egyedek általában a kereső egyedekből kerültek ki, így nagyobb valószínűséggel tartózkodtak a fészken kívül, továbbá nagyobb tetemszám esetében időszakos specializáció is megfigyelhető volt egyes dolgozóknál (Diez és mtsai. 2013a). Ennek ellenére ezek a dolgozók a fészek területén belül bárhol előfordulhattak, valamint több más feladatot is végezhettek, így jelentősen növelve a fertőzésveszélyt (Graham 2007; Diez és mtsai. 2013a).

### 1.3.3. Hulladékgyödrök, temetők, mint térbeli konstrukciók

A fertőzésekkel szembeni egyik legjelentősebb védekezési mechanizmus a tetemek fészekből való eltávolítása és a fészek körüli hulladékkupacokon való elhelyezése (Visscher 1983; Graham 2007; Pereira és Stimac 1992; Oi és Pereira 1993; Farji-Brener és Medina 2010; Evans és mtsai. 2010; Renucci és mtsai. 2011; Karmakar és mtsai. 2012; Diez és mtsai. 2014; 2015). A tetemek mellett, a kupacok általában tartalmazhatnak még táplálék maradványokat, így rovartetemeteket vagy azok egyes részeit, ürüléket, gombafonalakat (pl. levélvágó hangyák esetében) (Farji-Brener és Medina 2010; Bot és mtsai. 2001), növényi maradványokat (Challet és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2008), vagy más hangyafajok

tetemeit (Czechowski 2008) is. A kupacon általában az elhullott fajtársak tetemei is elég nagy számban vannak jelen, vagyis a „hulladékgödör” egyúttal temetőként is működik. A hulladékkupacok létrehozása azonban nem minden faj sajátja, ugyanis sok esetben megfigyelték, hogy a dolgozók szerteszét hagyják a hulladékot (beleértve a tetemeiket is) az aktivitási zónán kívül (Howard és Tschinkel 1976; Banik és mtsai. 2010; Diez és mtsai. 2012). Az is előfordulhat, hogy eltérő módon kezelik a hulladékot, mint a tetemeiket: míg ez utóbbiakat a fészektől távolabb helyezték el, addig az egyéb hulladékelemeket a fészek közelében hagyták (Banik és mtsai. 2010; Karmakar és mtsai. 2012).

A temetők kialakulása önszerveződő folyamat, *sztigmergián* alapul: amennyiben egy dolgozó tetemmel vagy hulladékdarabbal találkozik, felemeli azt, és ott ejti el, ahol egy kisebb-nagyobb hulladékkupac található. A felemelés valószínűsége a hulladékdarabok sűrűségének növekedésével csökken, míg ezzel szemben az elejtési valószínűség nő (Bonabeau és mtsai. 1998; Martin és mtsai. 2002; Ramos és mtsai. 2002; Theraulaz és mtsai. 2002). Ilyen egyszerű pozitív és negatív feedback-mechanizmusok révén elég jól prediktálható a kompakt, térben jól elkülönülő hulladékkupacok, temetők létrejötte. Ezen folyamat úgy is felfogható, mint kolónián belüli és kolóniák közötti kommunikáció a környezet megváltoztatása révén (Bonabeau és mtsai. 1998). Mint a szociális életmódhoz köthető izgalmas térbeli konstrukcióval, a temetőképződés mechanizmusával is számos munka foglalkozik, amelyek közül jó néhány modellező megközelítésű (Bonabeau és mtsai. 1998; Martin és mtsai. 2002; Ramos és mtsai. 2002; Theraulaz és mtsai. 2002). Az esettanulmányokban a *Myrmica rubra* esetében a tetemek cipelése, a folytonos irányváltoztatásokkal történő felfedezés/táplálékkereséssel ellentétben, mindig a fészektől távolodó egyenes irányba történt, nem volt egy preferált iránya, továbbá a dolgozók nem próbálták meg elkerülni az általuk intenzívebben használt irányokat. A tetemek leejtésének a valószínűsége a fészektől távolodva nőtt és kb. 1 méter után érte el a maximumot (Diez és mtsai. 2012). A cipelést mindig több egyed végezte, azonban a tetemek többségének az elszállításáért pár egyed volt felelős, így feltételezték, hogy a tetemek egyazon irányba való elszállításáért (és tetemkupac keletkezéséért) ezen utóbbi dolgozók tér-memóriája volt felelős, mely akkor érvényesült, ha két tetem elszállítása között nem telt el hét percnél több, azaz ha a tetemek valamilyen oknál fogva nagyobb mennyiségben jelentek meg (Diez és mtsai. 2011). Ezzel egyezően Evans és mtsai. (2010) terepen csak kisszámú tetemet tartalmazó *Myrmica rubra* hulladékkupacot figyeltek meg. A tetem leejtését a *Solenopsis invicta* esetében más hulladék elemek jelenléte, és azok megérintése váltotta ki, mely

általában olyan helyen történt ahol ürülék is jelen volt, amelynek a „szaga” fokozta a ledobást (Howard és Tschinkel 1976; Czaczkes és mtsai. 2015).

A hulladékkupacok létrejöhetnek a fészken belül, speciális „hulladékkamrákban” is (Staeger 1926; Czechowski 1976; Farji-Brener és Medina 2010; Bot és mtsai. 2001; Renucci és mtsai. 2011; Chouvenc és mtsai. 2012), azonban általában a fészek körül alakulnak ki, olyan távolságra, ahol már nem jelentenek veszélyt a kolóniára nézve (Graham 2007; Oi és Pereira 1993; Farji-Brener és Sasal 2003; Farji-Brener és Medina 2010; Wilson és mtsai. 1958; Ballari és mtsai. 2007; Diez és mtsai. 2011; Renucci és mtsai. 2011; Chouvenc és mtsai. 2012). Laboratóriumi körülmények között, a *Beauveria bassiana*-val magas arányban fertőzött *Solenopsis invicta* kolóniák (alacsony dolgozószám) szerteszét hagyták a tetemeket, valamint az elgombásodott tetemek aránya is magasabb volt, azonban alacsonyabb fertőzöttség esetében (magasabb dolgozószám) jól elkülöníthető temetőket hoztak létre, amelyeken a gomba jelenléte is jóval alacsonyabb volt (Pereira és Stimac 1992).

A cipelési távolság az eddigi kutatások alapján változatos lehet. Számos fajnál, így például a *Myrmica rubra* esetében a fő aktivitási zónán túl (7–289, átlagosan 72,2 cm) történt a tetemek ledobása, és nem függött kémiai jelek jelenlététől (Diez és mtsai. 2011; 2012). A territoriális *Formica* és *Coptoformica* fajok a territóriumuk, míg a *Lasius niger* dolgozók a járáskörzetük szélére cipelték a tetemeiket (Dlussky 1965; Czechowski 1976). Terepi vizsgálatok során a *Solenopsis invicta* esetében azt találták, hogy a tetemeket 7–315 cm-ig (Howard és Tschinkel 1976), míg a *Linepithema humile* a fészek bejáratától 2–3 méterre helyezték el (Choe és Rust 2008). A laboratóriumban tartott *Polyrhachis lacteipennis* a kis arénában le-fel cipelte a tetemeket, de ha megengedték, hogy nagyobb távolságokra cipeljenek dolgozói, akkor kb. 76 cm után szabadultak meg tőlük (Karmakar és mtsai. 2012). A *Myrmica rubra* esetében általában a szállítási távolság átlagosan 31,6-ra csökkent, de ez is szignifikánsan távolabbinak bizonyult más elemek szállítási távolságánál, továbbá mindkét esetben inkább a baloldalra szállították a cipelt dolgokat (Diez és mtsai. 2012).

A temetők és hulladékgödrök kialakulását számos környezeti tényező befolyásolja. Képződésüket elősegíthetik a fészek körül észlelhető felszíni heterogenitások, így például a kövek tövében történhet a hulladékkupac kialakítása (Martin és mtsai. 2002). *Solenopsis invicta* esetében a tetemkupacok általában a fészek körüli gödrökben, mélyedésekben vagy kiemelkedések esetében annak aljában helyezkedtek el (Howard és Tschinkel 1976), továbbá a lejtőn elhelyezkedő fészkek esetében, az *Acromyrmex*



*lobicornis*-hoz hasonlóan, a temetők mindig a fészkek bejáratától lennebb kerültek elhelyezésre, ezáltal is csökkentve az esetleges mikroorganizmusok és spórák fészkekbe jutását, víz általi bemosódását (Howard és Tschinkel 1976; Ballari és mtsai. 2007). Egyes fajok esetében a szél hatását is kimutatták a tetemkupacok kialakulására (Ballari és mtsai. 2007; Jost és mtsai. 2007), ugyanis ezeket általában a leggyakoribb széliránnyal ellentétes oldalon hozták létre (Ballari és mtsai. 2007), vagy nagyobb és a szél irányában elnyújtottabb temetők keletkeztek (Jost és mtsai. 2007). Az *Atta sexdens* levélvágó hangyafaj a hulladékkamrákat a szárazabb üregekben hozták létre, ezáltal is csökkentve a fertőzésveszélyt (Ribeiro és Navas 2007). Laboratóriumi körülmények között a *Myrmica rubra* dolgozók a behelyezett tetemeiket inkább a melegebb (39,6°C vs. 23,2°C), világos aljzatú, valamint megvilágított foltokra helyezték. Eredményeiket a terepi vizsgálataik is megerősítették, ahol tetemeik elhelyezésére inkább a szárazabb/melegebb (27,5°C) helyeket választották az nedvesebb/hidegebb (21,9°C) helyekkel szemben (Graham 2007). A fentiek mellett a hőmérséklet növekedésével nő egyes fajok mozgási sebessége, így nő a tetemek cipelési sebessége és a kupacok kialakulásának gyorsasága is (Challet és mtsai. 2005; Wiltz és mtsai. 2010). Feltehetően a melegebb, UV-sugárzásnak kitett helyek nem kedveznek a patogének szaporodásának és fejlődésének, így ezáltal gátolják azok fertőzőképességét (Graham 2007).

Laboratóriumi vizsgálatok esetében meghatározó szerepet játszhat a vizsgálati aréna fala (Wilson 1958). Wilson (1958) *Pogonomyrmex badius*-on végzett vizsgálatai során azt találta, hogy a temetők az aréna szélén helyezkedtek el, de a dolgozók bizonyos időközönként felemelték a tetemeiket és azokat az aréna fala mentén fel-le cipelték, majd újra ugyanott dobták le őket. Feltehetően ez azzal magyarázható, hogy a temető a fészkekhez valószínűleg túl közel helyezkedett el, de az aréna fala meggátolta őket a nagyobb távolságra való szállításban. A fentiekből is látszik, hogy még nem tisztázott mekkora az a távolság, amely a veszélyességi zónán kívül esik, de a fészektől még nincs túl messze, így a témakör további kutatásra érdemes.

## 1.4. Veszély- és egyedfelismerés

### 1.4.1. A kutikuláris szénhidrát-mintázat (CHC-profil) szerepe az információátadásban

A kolónia integrációjáért, valamint az egyedek és fajok felismeréséért a kutikula-felszínén található szénhidrogén vegyületek keveréke (CHC-profil) (lásd Martin és Drijfhout 2009), és főleg az abban lévő metilált, elágazó és telítetlen szénláncok a felelősek (Lahav és mtsai. 1999; Lenoir és mtsai. 1999; Guerrieri és mtsai. 2009; Van Wilgenburg és mtsai. 2011). Úgy tűnik, hogy a CHC-profil változásai az evolúció során fokozatosan mentek végbe, ugyanis a filogenetikailag egymáshoz közelebb álló taxonok hasonló molekulacsoportokat (lineáris alkánok, elágazó, metilált, dimetilált és trimetilált telített és telítetlen szénhidrogének, alkadiének, stb.), vagy molekulákat használnak (Van Wilgenburg és mtsai. 2011). Számos fajnál kimutatták, hogy a kutikuláris szénhidrát-mintázat molekuláinak tárolásáért a poszt-faringeális mirigy a felelős, és innen kerül a test felszínére a tisztogató viselkedések révén (Lenoir és mtsai. 1999). A dolgozók felismerik a többi egyed „szagát” és azt megfeleltetik a saját templátjukkal, az egyezés mértéke alapján fogadva el azt ismerősként vagy idegenként (Lenoir és mtsai. 1999; d’Ettore és Heinze 2001). A CHC-profil folyamatos változás alatt áll, amely maga után vonja a templát folyamatos frissítését (d’Ettore és Heinze 2001; Sorvari és mtsai. 2008): például ez akár megváltoztatható a táplálék révén is, de a változás általában fokozatosan megy végbe, és a kolóniának így marad ideje egységesíteni (pl. trofallaxis révén) (Sorvari és mtsai. 2008; Guerrieri és mtsai. 2009).

A CHC-profil esetében elkülöníthetőek örökletes és szerzett komponensek is. *Camponotus aethiops* esetében azt találták, hogy a kutikuláris szénhidrát-mintázatnak azon összetevői, melyek fontos szerepet játszanak a felismerésben, nagymértékben genetikai eredetűek (Van Zenden és mtsai. 2009). Laboratóriumi vizsgálatok során megnőtt és hasonlóvá vált a lineáris alkánok száma (kis szerepe van a felismerésben; szerzett komponensek), azonban az idegen kolóniákkal szembeni agresszivitás szintje csak kis mértékben csökkent (örökletes komponens), melyet a királynő jelenléte vagy hiánya sem befolyásolt (Van Zenden és mtsai. 2009). A nagyobb molekulatömegű alkánok mennyiségi változásáért valószínűleg a klimatikus tényezők (laboratóriumi vs. természetes) megváltozása lehet a felelős, ugyanis a CHC-profil a felismerés mellett fontos szerepet játszik a párologtatás csökkentésében (főleg a hosszú szénláncú szénhidrogéneknek) és a hangyák hőháztartásában is (Van Zenden és mtsai. 2009; Van Wilgenburg és mtsai. 2011). Egy kolónián belül a mintázat kisebb nagyobb eltéréseket mutathat a testrészek között,

továbbá függhet a dolgozók korától és kasztbeli hovatartozásától is (Lenoir és mtsai. 1999; Lenoir és mtsai. 2009). A dolgozók érzékelik a CHC-profil jelenlétét és az abban tapasztalható eltéréseket olyan anyagokon is, melyekkel kapcsolatba kerültek egy kolónia dolgozói, mint például a fészek anyaga (Lenoir és mtsai. 1999; Lenoir és mtsai. 2009). Lenoir és mtsai. (2009) *Lasius niger* esetében különbséget találtak a szubsztrátumon jelen lévő kutikuláris szénhidrát-mintázat szempontjából a kereső terület, a fészek bejárata, valamint a fészek belseje között. A szubsztrátumon található szignál kevésbé specifikus (idegen fészkek között magasabb ezek átfedésének mértéke, mint a kolóniák tagjainak felületén lévő CHC-profilnak), amely magyarázatul szolgálhat a fészekbe bejutott parazitafajok nagyobb mértékű elfogadására a fészekszag átvétele után (Lenoir és mtsai. 2009; lásd még d'Ettore és Heinze 2001). Ha a szag kevesebb molekulából áll, mint egy adott faj/egyed saját sablonja, akkor nem vált ki agressziót, azonban ha extra molekulák vannak egy faj/egyed szagában akkor azt idegenként kezelik (Lenoir és mtsai. 1999; Sorvari és mtsai. 2008; Guerrieri és mtsai. 2009). A CHC-profil jelzésértéke azonban kontextusfüggő lehet: *Camponotus aethiops*-on végzett vizsgálatok rámutattak, hogy a faj dolgozói szag alapján megtanulták felismerni az idegen fajtárs fészekszagával átítatott táplálékot, azonban mégis agresszívak maradtak az idegen fajtárssal szemben is (Bos és mtsai. 2010). „Szag” keverék esetében úgy tűnik, hogy a dolgozók inkább a domináns, „kirívó” szagra reagálnak. A hosszabb vagy egyenlő szénláncú alkoholok „elfedik” a rövidebb szénláncú aldehidek „szagát”, de az aldehidek esetében is a hosszabb szénláncúak dominálnak (Bos és mtsai. 2013; Perez és mtsai. 2015).

Az idegen fajok elkülönítése és felismerése kifejezetten fontos szerepet kap a potenciális rabszolgák és a rabszolgatartó fajok esetében (d'Ettore és Heinze 2001). A CHC-profil feltörése nagy szerepet játszik a szociálp parazita királynők fészekbe jutásában és a gazdakolónia fölötti kontroll megszerzésében (d'Ettore és Heinze 2001). E fajok királynői esetében nagy számban fordulnak elő a kutikula alatt olyan egysejtű mirigyek, amelyeknek erős szaganyagaik vannak, lehetővé téve ezáltal, hogy a szociálp parazita királynők átvegyék más fajok királynőinek szerepét (Gösswald, 1953, Czechowski 2001). Ennek ellenére, a szociálp parazita fajok nagy többsége valamilyen módon inkább megszerzi a rabszolga kolónia kutikuláris szénhidrát-mintázatát, melynek több módja is ismert (Buschinger 2009): például egy *Polyergus* királynő a potenciális *Formica* gazda királynőjének megölése után gyorsan tapogatni kezdi azt, majd meg is „fürdik” a fészekanyagban (d'Ettore és Heinze 2001). Azokat a rabszolgatartó királynőket, melyek nem érintkeztek a gazda-királynővel, nehezebben fogadták el a gazda-dolgozók (d'Ettore és Heinze 2001). Egy rabszolgatartó faj,

az amazonhangya (*Polyergus rufescens*) kolóniáján belül nem találtak különbséget a rabszolgatartó és a rabszolga faj CHC-profiljában, azonban a frissen kikelt *P. rufescens* és a *Formica* gazda fajának kutikuláris szénhidrát-mintázata között voltak különbségek, ami arra utal, hogy a rabszolgatartó faj aktívan a gazda fajéhoz alakítja profilját (d'Ettore és Heinze 2001; Nehring és mtsai. 2015). Ennek tudható be, hogy a fiatal rabszolgatartó királynő az anyakolóniájához hasonló rabszolga fajt választ, ugyanis így könnyebben átveheti egy hasonló gazdakolónia CHC-profilját (d'Ettore és Heinze 2001). A dolgozók elfogadása már egyszerűbben zajlik, ugyanis a fiatal dolgozók még nem rendelkeznek kialakult kutikuláris szénhidrát-mintázattal, hanem feromonális úton ráveszik a rezidens dolgozókat a tisztogatásukra, melynek során átveszik a kolónia „szagát”. A rabszolgatartó fajok ezt használják ki a rabszolga faj lárváinak és bábjaiknak elrablásakor, ugyanis az idegen környezetben kikelő fiatal dolgozók már a rabszolgatartó faj CHC-profilját veszik át és tekintik sajátjuknak (d'Ettore és Heinze 2001). Emellett, a rabszolgatartó kolónián belül specifikus jelmolekulák kerülnek a rabszolgák felületére, amely szökés esetében meggátolhatja esetleges visszafogadásukat az anyakolóniájuk által (d'Ettore és Heinze 2001). A *Protomognathus americanus* szociálp parazita faj esetében a kutikuláris szénhidrát-mintázatban megmaradnak bizonyos fajspecifikus jegyek, valamint a rabszolga profiljától való eltérés erősödik olyan élőhelyeken, ahol több rabszolga fajt is használ. Ilyenkor a CHC-profiljuk egy átmenetet képez az eltérő gazdafajok közötti (Brandt és mtsai. 2005). A fentiek mellett a rabszolgatartó faj változásokat is indukálhat a rabszolga faj profiljában (feltehetően a hatékonyabb kommunikáció és felismerés miatt), mely nem új összetevők megjelenésében, hanem a már meglévők mennyiségének változásában mutatkozik meg. Ez kolóniánként és rabszolga fajonként változhat, így a fajtárs kolóniák (mind a rabszolga, mind a rabszolgatartó) körüli megjelenésük agresszivitást vált ki azokból (Brandt és mtsai. 2005).

#### 1.4.2. Kompetítorok felismerése

Az *Oecophylla* fajok interspecifikus agresszivitása erősödött az ökológiai igények hasonlóságának növekedésével, míg az átfedés hiánya nem váltott ki agresszív viselkedést (Hölldobler és Wilson 1977). Ezek alapján feltételezhető, hogy az *Oecophylla* fajok egy közösségen belül meg tudják különböztetni a fontosabb riválisaikat (Hölldobler és Wilson 1977). Több faj esetében azt találták, hogy a fajon belüli agresszivitás mértéke nőtt a találkozások számával, de nem függött a találkozások között eltelt időtől, valamint a kolóniák közötti távolságtól sem (Van Wilgenburg és mtsai. 2010; Gill és mtsai. 2012).

Feltételezhető, hogy a találkozások során lecsökkent az agresszivitást kiváltó ingerküszöb, és nem egy specifikus kolónia szaganyaga váltotta azt ki (Van Wilgenburg és mtsai. 2010). Ezzel szemben a *Pheidole dentata* esetében kimutatták, hogy a *Solenopsis* fajokkal szembeni reakciója genetikailag kódolt (Hölldobler 1988; Carlin és Johnston 1984), ugyanis e fajjal szemben hasonlóan viselkedtek a laboratóriumban nevelt naiv (e fajjal addig még nem találkozott) kolóniák is, míg más fajokkal szemben csak többszöri találkozás után alakult ki hasonló védekezési mechanizmus. Feltehetően ilyen esetekben a tanulás játszik fő szerepet (Carlin és Johnston 1984). A *Temnothorax longispinosus* dolgozóiból fajspecifikus reakciót váltottak ki az őket tizedelő rabszolgatartó fajok (*Harpagoxenus americanus*, *Protomognathus americanus*) tetemei (Alloway 1990; Pamminer és mtsai. 2011), ellenben az idegen fajtárs dolgozók csak akkor váltottak ki szignifikánsan negatívabb reakciót, ha annak tetemeit a rabszolgatartó faj tetemei után helyezték be (Pamminer és mtsai. 2011). Ez valószínűleg annak volt betudható, hogy e faj potenciális rabszolga-fajként részt szokott venni a rabszolgaszerző hadjáratokon, és sokkal agresszívebb a megtámadott kolónia tagjaival szemben, mint maga a parazita faj (Pamminer és mtsai. 2011). Ugyancsak specifikus reakciót váltottak ki a vándorhangyák (*Eciton spp.*) tetemei az általuk zsákmányként fogyasztott hangyafajok dolgozóiból (Hölldobler és Wilson 1990). Két *Leptogenys* faj esetében az őket parazitáló bogárfajokkal szembeni reakció intenzitása megegyezett az okozott kártétel mértékével, így feltételezték, hogy veszélyességük alapján el tudták különíteni a különböző parazitákat is (Van Beeren és mtsai. 2011). A fentiek alapján elképzelhető, hogy a kompetitor felismerése egy általánosan elterjedt jelenség, amely a hangyafajok mozaikos elterjedését szabályozza egy hangyaközösségben (Hölldobler 1988).

#### 1.4.3. Tetemfelismerés

Feltevődik a kérdés, hogy honnan ismeri fel egy dolgozó, hogy tetemmel van dolga? Úgy tűnik, hogy a rovarok elpusztulása után bizonyos szabaddá váló zsírsavak (feltehetően az olajsav, Wilson és mtsai. 1958; López-Riquelme és mtsai. 2006) és egyes észterek felelősek a „tetemszag” létrejöttéért, és ez a szag, helyzettől függően, a tetemcipelési viselkedés mellett, kiválthat kereső, esetleg fészekkarbantartó viselkedést is (Gordon 1983; Choe és mtsai. 2009; Diez és mtsai. 2013a; b). Például a *Myrmecia vindex* dolgozók az olajsavval bekent lárvákat, bábokat, valamint az olajsavval átitatott papírdarabokat homokrögökkel betemették (Haskins és Haskins 1974). A különböző telítetlen zsírsavak, a szétzúzott tetemekhez hasonlóan elkerülő viselkedést váltottak ki több ászkafajnál és egyes

lepkehernyóknál is, valamint a szociális rovarok nagy többségénél, amely alapján arra következtettek, hogy ezek a zsírsavak az evolúció során fennmaradt általános fertőzés- és predációs veszélyt jelző szignálok lehetnek (Yao és mtsai. 2009; Sun és Zhou 2013), azonban megfelelő védekezési viselkedéseket csak az euszociális rovarok esetében idéztek elő (Sun és Zhou 2013). Növényi magvak hangyák általi diszperziójáért ugyancsak az elaioszómában található poláros zsírok a felelősek, így feltehetően egyes növények a cipelő viselkedést kiváltó jelzést használják ki magvaik terjesztésére is (Skidmore és Heithaus 1988; Brew és mtsai. 1989).

A tetemfelismerést és cipelést kiváltó jelzések az elhullás után kb. 50 perccel jelennek meg (Howard és Tschinkel 1976), melyet az is alátámaszt, hogy a hangyák csak az ennél idősebb tetemeket kezelik tetemként, és cipelik a temetőbe (Wilson és mtsai. 1958; Howard és Tschinkel 1976; Choe és mtsai. 2009). Ezek a „tetemszag” komponensek feltehetően az élő hangyák esetében is jelen vannak (leginkább a potrohon, Choe és mtsai. 2009), de más „szagok” elnyomják (ezek lebomlása közel 50perc) (Howard és Tschinkel 1976). Choe és mtsai. (2009) szerint a transz-transz dolichodin és a cisz-transz iridomyrmecin (amelyek jelen vannak az élő egyedeken) anyagok lebomlása felelős a tetemek felismeréséért, ugyanis ezek pusztulás után 10 perccel már 50%-ban eltűnnek, valamint 40 perc múlva már egyáltalán nincsenek jelen. Az így szabaddá váló zsírsavak váltják ki a tetemcipelési viselkedést, akár ezen anyagok kivonatával bekent bábok esetében is (Haskins és Haskins 1974; Choe és mtsai. 2009). A *Solenopsis invicta* dolgozóknál a fertőzött bábok gyorsabb elcipelést váltottak ki, mint a nem fertőzöttek, míg a dolgozók esetében nem tapasztaltak hasonló különbséget, melyet a felületükön található olajsav és linolénsav mennyiségének a változása is alátámasztott: míg a dolgozók felületén nem volt kimutatható változás, addig a bábokén ez a mennyiség jelentősen növekedett (Qui és mtsai. 2015). *Formica japonica* esetében a tetemcipelésért felelős olajsav mennyisége a kutikula felületén a pusztulás után 48 órával nőtt meg, valamint ezzel egyidejűleg lecsökkent a hemolimfa triglicerid szintje, mely arra utalhat, hogy a pusztulás után egy aktiválódó enzim hatására triglicerid hidrolízis történt, amely reakció során olajsav keletkezett (Akino és Yamaoka 1996). Az elpusztult *Myrmica rubra* tetemek felületén az olajsav és linolénsav mennyisége a kísérlet hat napja során nőtt, de nem találtak szignifikáns különbséget a második és hatodik nap között (Diez és mtsai. 2013b). Már a szerves oldószerrel (hexán) letisztított tetemeket is nagyobb arányban szállították el (33%), mint a friss tetemeket (16%), mely tovább fokozódott, ha linolénsavval (80%) vagy olajsavval (65%) kezelték

azokat, ellenben a kettő keveréke (egy napnál idősebb tetemekre jellemző „szag”) váltotta ki a legnagyobb arányú elszállítást (85%) (Diez és mtsai. 2013b).

A tetemeken lévő olajsav nem csak cipelést válthat ki, hanem esetenként más viselkedést is előidézhethet. A *Temnothorax* fajok a frissen behelyezett tetemeket elkezdtek nyalogatni, majd csápjaikkal tapogatni. A tetem temetőre cipelését egy rövid idejű letapogatás előzte meg, míg hosszabb időtartamú csápokkal való tapogatás esetében a tetemet eltemették. A két viselkedési forma gyakorisága között nem találtak eltérést. Sok esetben az is előfordult, hogy míg egyes egyedek elkezdtek temetni, addig egy másik felkapta és elkezdte cipelni a tetemet a temető felé (Renucci és mtsai. 2011). Hasonlóan több termeszfajon végzett vizsgálat során is a tetemekkel szemben faj és tetemfüggő reakciót figyeltek meg: az idősebb tetemeket (3–7 nap) általában eltemették vagy elszigetelték a kamra lezárásával, míg a roncsolással elpusztított friss, egy napos és csonkított, valamint a hőkezeléssel elpusztított tetemeket egyes fajok elfogyasztották, míg mások érintetlenül hagyták és/vagy izolálták (Kok-Boon és mtsai. 2012). Az olajsavval bekent tetemeket imitáló üveggyöngyöket a *Reticulitermes virginicus* rendszerint eltemette, azonban más jellegű bekent elemek esetében ez nem volt megfigyelhető, hangsúlyozva a kémiai ingerek mellett a taktilis ingerek fontosságát is (Ulyshen és Shelton 2012). Hasonlóan a *Pseudacanthotermes spiniger* termeszfaj esetében az ivaros tetemek legnagyobb mértékű temetését egy zsírsavakból álló keverék, valamint indol és fenol együttese váltotta ki, de az ezzel a keverékkel kezelt papírdarabok esetében a rögök ráhordásának mértéke nem volt olyan, mint a tetemek esetében, ezért itt is feltételezték, hogy a természetben tapasztalthoz hasonló mértékű homokrög ráhordás eléréséhez nem kizárható egyes alaki és anyagi jellemzők fontos hatása sem (Chouvenc és mtsai. 2012).

A *Linepithema humile* és a *Tapinoma erraticum* dolgozók meg tudják különböztetni a fagyasztással elpusztított tetemek alapján, hogy peterakó vagy nem peterakó fészektárs nőténnyel van dolguk (fertilitástól függetlenül), továbbá az idegen fajtárs petéző nőtény tetemeit is felismerik, ugyanis ezeket agresszívan támadták (Cournault és de Biseau 2009). A *Linepithema humile*-nél a friss királynő tetemek jelenléte gátolta a lárvák, királynő lárvákká való fejlődését, valamint kiváltotta a már kifejlődötteknek a dolgozók általi elpusztítását (Vargo és Passera 1991). Egy másik vizsgálatban a petéző nőtény tetemek rekrutációt váltottak ki, melyet követően a fészekbe szállították azokat, ellenben a nem petéző és a kísérlet előtt hexánnal (nem poláros vegyületek leoldására használt oldószer) „szagtalanított” peterakó nőtény tetemek nem idéztek elő hasonló viselkedéseket (Cournault és de Biseau 2009). A tetemeket fagyasztás után rögtön behelyezték, így

feltehetően még nem telt el elegendő idő a tetemszag kialakulásáig, ezért valószínű, hogy még az élő királynőkkel szembeni viselkedést vizsgálták.

A *Temnothorax longispinosus* esetében a fészektárs, fajtárs, rivális *Temnothorax* faj, és egy rabszolgatartó faj tetemeivel szemben eltérő és a kolónia méretétől független viselkedésbeli reakciókat észleltek (Scharf és mtsai. 2011). A legvehemensebb reakciót a legnagyobb veszélyt jelentő rabszolgatartó faj tetemeivel szemben találták, azonban a vizsgálatban használt tetemek élő egyedeknek számítottak, ugyanis nem telt el elegendő idő (csupán 5 perc a minimum 50 perccel szemben) a behelyezés előtt a tetemszag kialakulásáig (Scharf és mtsai. 2011). Ezzel ellentétben, a *Lasius niger* és a *Temnothorax albipennis* egyedei különbséget tudnak tenni a táplálékul szolgáló *Drosophila* (*Sophophora*) *melanogaster*, a rivális fajtársak (ellenség), és a fészektársak tetemei között (Ataya és Lenoir 1984; Renucci és mtsai. 2011). Az előbbi fajokhoz hasonlóan a *Myrmica rubra* esetében is sikerült különbséget kimutatni az idegen fajtárs és a fészektárs tetemek által kiváltott reakciókban, ugyanis a fészektársakéval ellentétben, a fajtárs tetemekkel szemben agresszívek voltak, és még a friss tetemeket is nagyon gyorsan elszállították (Diez és mtsai. 2013b). A két tetemtípus által kiváltott reakciók a negyedik napon váltak hasonlóvá, így feltételezték, hogy a tetemek elkülönítése a pusztulás után még pár napig lehetséges (Diez és mtsai. 2013b).

### 1.5. Tetemek jelzésértéke kompetitív helyzetekben

Egyes újabb kutatások rávilágítottak arra, hogy a temetőknak, s magának a tetemcipelésnek jelzésértéke is lehet, de e szerepkörrel nem foglalkoztak behatóbban. Czechowski (1976) megfigyelte, hogy a *Formica sanguinea* a lerohanásra kiszemelt *Formica cinerea* fészek elé cipeli a tetemeit. Hasonló eseményt figyelt meg *Lasius niger* esetében is egy *Myrmica rubra* fészek lerohanása előtt (Czechowski 1985). Egy másik kutatása során azt vizsgálta, hogy miként változik egy interspecifikus konfliktus helyzetben két faj tetemcipelése és tetemekkel szembeni viselkedése. A *F. cinerea* kárára territórium növelésre készülő *Formica rufa* tetemcipelő aktivitásának intenzitása az előbbi faj fészke felé megnőtt. Ez utóbbi faj dolgozói arra törekedtek, hogy az *F. cinerea* területén belül minél mélyebbre szállítsák tetemeiket. Ezeket általában a konfliktusos régióban hagyták. Negatív korrelációt kaptak a cipelő *F. rufa* dolgozók száma, és a fészket elhagyó *F. cinerea* egyedek száma között (Czechowski és mtsai. 2009), emellett nem találtak korreláló eredményeket a tetemcipelő egyedek száma, és a más feladatokat ellátó dolgozók száma között. Ebből arra következtettek, hogy elkülöníthető egy külön, a tetemcipelést ellátó



dolgozó csoport, amelyeknek más az aktivitásukat kiváltó ingerküszöbük (talán a konfliktushelyzet?), mint a többi dolgozóé. Konfliktushelyzetben, az előbbiekhöz hasonlóan, a *Cataglyphis iberica* is tetemek és homokrögök segítségével védekezik, ugyanis segítségükkel tömíti el a fészke bejáratát (Cerdá és Retana 1998). A tetemek elrettentő szerepe a fészektárs tetemek esetében is jelentkezik. Choe és Rust (2008) azt figyelte meg, hogy a csalétkén felgyűlő tetemek a csalétket teszik kevésbé vonzóvá a *Linepithema humile* kereső egyedei számára. Hasonló módon az egyes *Atta* fajok dolgozói a táplálékként számba jövő fácskák közül inkább azokat választották, amelyek köré nem helyeztek hangyatemeteket. Ezen negatív hatás erősödik, ha a saját fészektársak tetemei hevertek a fácska körül, de az alkalmas táplálékforrások csökkenésével előbb utóbb ezeket is számba vették, így ezek a fák csak pár napos „haladékot” kaptak (Farji Brener és Sasal 2003). A *Temnothorax albipennis* is elkerüli az amúgy alkalmas fészkelő-területet, ha fajtárs tetemek vannak jelen (Franks és mtsai. 2005; Renucci és mtsai. 2011), valamint *Pogonomyrmex badius* esetében a hulladékkupacok eltávolításával megnőtt az intraspecifikus összetűzések száma a szomszédos kolóniákkal, így azok feltehetően territoriális jelzésként is szolgálhatnak (Gordon 1984). A fentiekből is kitűnik, hogy magával a tetemcipelés intraspecifikus kapcsolatokban felmerülő jelentésével kevés célzott kutatás foglalkozott. Pár terepi megfigyelésen túl egyáltalán nem végeztek laborvizsgálatokat, így a folyamat számos részlete még tisztázásra vár.

## 1.6. A tetem, mint táplálékforrás

A hangyák esetében a fehérjeforrásokat legfőképpen a különböző rovartetemek képezik, melyek előfordulása egy év során előrejelezhetetlen, ezért esetenként nem kifizetődő forrásokat is hasznosíthatnak. Például a *Formica sanguinea* esetében egy megfigyelés során begyűjtött táplálék 74%-át képezték rovartetemek, melyek között nagy arányban fordultak elő különböző fajokhoz tartozó hangyatemetek (kb. 50%) (Mori és mtsai. 2000). A *Formica polyctena* dolgozók által a fészekbe cipelt tetemek nagy része frissen elpusztult, azonban 8%-át már kiszáradt rovar és póktetemek, néha üres kutikula burkok képezték (Horstmann 1970; Dreissen és mtsai. 1984). A *Polyrhachis lacteipennis* egyedek más hangyafajok és egyéb táplálékul szolgáló rovarok tetemeit a fészekbe szállították, azonban a saját tetemek fészekbe szállítását a szűk bejárat és az azt őrző egyedek meggátolták (Karmakar és mtsai. 2012).

Köztudott, hogy a hangyák egy adott helyen és időpontban a leggyakoribb és legkönnyebben beszerezhető táplálékot fogyasztják, így egyes fajok más hangyafajok tetemeit is hasznosíthatják táplálékként vagy akár táptalajul a táplálékként szolgáló gombáknak, mint a *Dorymyrmex piramicus* a *Pogonomyrmex badius* (Wilson és mtsai. 1958), a *Dorymyrmex flavopectus* és a *Cyphomyrmex minutus* a *Solenopsis invicta* tetemeit (Howard és Tschinkel 1976). A *Formica sanguinea* rabszolgatartó faj esetében is megfigyeltek a rabszolgaszerző hadjáratokhoz hasonló támadásokat nem potenciális rabszolga fajok kolóniái ellen (pl. *Lasius emarginatus*), melyekről azt feltételezték, hogy céljuk a predáció. Hasonlóan a fészükbe szállították a rabszolga kolónia razziája során elpusztult saját és idegen tetemeiket is (Mori és mtsai. 2000). Marikovsky (1963) szerint a *Formica sanguinea* leggyakoribb táplálékforrását az előbbieken ismertetett módon szerzett szomszédos hangyafajok tetemei képezik. Az opportunistá táplálékhasznosítás egy territoriális faj territóriumán belül élő szubmisszív fajra kifejezetten jellemző, így nem meglepő, hogy a *Formica polycтена* területén élő *Myrmica schenki* hasznosítja a domináns faj tetemeit, akár a régi, kiszáradtakat is (Czechowski 2008). Hasonlóan a fiatal, táplálékszegény erdőkben egyes fajok fontos táplálékforrását képezhetik a territoriális faj nagy abundanciában jelen lévő tetemei (Gibb 2011). A tetemek táplálékforrásként való hasznosításának aránya magasabb lehet a táplálékszegényebb időszakokban is, mint a tavaszi és a hibernáció előtti periódus (lásd pl. Horstmann 1972; Dreissen és mtsai. 1984). Például a *Formica polycтена* és a *F. rufa* kolóniák között tavasszal erős, kölcsönös predációsnak is nevezhető agresszivitás figyelhető meg, de ez az egyéb zsákmányállatok abundanciájának növekedésével lecsökken, olyannyira, hogy a predációs agresszivitást territoriális agresszivitás váltja fel (Mabelis 1979; 1984; Dreissen és mtsai. 1984). A predációs agresszivitás csak ebben az időszakban (április, május) jelentkezik, ugyanis amennyiben nem találnak elegendő mennyiségű táplálékot, egyre távolabb mennek a fészektől, megnövelve az összetűzésük kialakulásának valószínűségét. A konfliktusok során elpusztult fészektárs és rivális tetemek révén biztosítanak elegendő táplálékot a lárvák számára, továbbá a pusztuló dolgozók révén a kolónia mérete az éppen rendelkezésre álló táplálékmenyiséghez alkalmazkodik (De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979; Dreissen és mtsai. 1984). A saját tetemek fogyasztását a *Solenopsis invicta* esetében is megfigyelték, mely leginkább az ivaros egyedek tetemeit érinti (Howard és Tschinkel 1976). Feltevődik a kérdés, hogy a tetemek elfogyasztása esetében nem jelentkezik-e a fertőzésveszély? A kannibalizmus révén történő fertőzés terjedés modelles vizsgálata alapján úgy tűnik, hogy ez a fertőzési mód az állatvilágban ritka, amely alól csak egyes szociális fajok képeznek kivételt, ahol a csoportos tetemfogyasztás is jelen van (Rudolf és Antonovics 2007).

## 2. Célkitűzések

Jelen dolgozatban a hangyatenetek szerepét, szignálértékét, valamint a tetemek kezelésével összefüggésben kialakuló munkamegosztás vizsgáltam mind terepi, mind laboratóriumi körülmények között bizonyos *Formicinae* alcsaládba tartozó hangyafajok esetében.

### 2.1. Tetemek szerepe a fajok közötti információközlésben

Egy adott hangyaközösségen belül a fajok közötti viszonyok sokrétűek lehetnek: kompetíció, predáció, szociálpárizitizmus mind jelen lehet a hangyafajok között. Habár eddig elsődlegesen ezek megnyilvánulását élő egyedekkel végzett kísérletek során vizsgálták, a tetemek is hordoznak fajspecifikus szignálokat, amelyek sajátos reakciókat válthatnak ki egyes fajokban, mindamelllett, hogy tetemként ismerik fel őket.

Feltételeztük, hogy a hangyafajok eltérő válaszokat adnak a velük egyazon élőhelyen előforduló fajoktól származó tetemek megjelenésére, és a válaszokban fellelhető változékonyság szempontjából **(a)** a fajok közötti kapcsolat természete lehet a meghatározó, valamint az eltérések lehetnek **(b)** viselkedésbeliek (pl. agresszív vagy semleges válasz) és **(c)** aktivitásbeliek (pl. toborzás megléte vagy hiánya), továbbá különbözhet **(d)** az eltérő eredetű tetemek elszállítási rátája és iránya is. Míg egyes fajok tetemeit gyorsan a fészekbe szállíthatják, ahol feltehetően elfogyasztásra kerülnek, addig más fajokat (pl. a fajtárs és fészektárs tetemeiket), a potenciális fertőzésveszélyre való tekintettel, a fészektől messze cipelhetik rendezetlenül vagy halomba gyűjtve.

### 2.2. A tetem, mint táplálékforrás

A tetemek felismerését egyes szabaddá váló zsírsavak teszik lehetővé, így a fentiek fényében vizsgáltuk a saját fészektárs tetemekhez képest egy potenciális táplálékfaj tetemei, valamint mind a két esetben az olajsavval bevont tetemek által kiváltott reakciókat.

Feltételezéseink alapján az eltérő válaszok szempontjából **(a, b, c, d)** az előbbieken is ismertetett szempontok, valamint **(e)** az olajsav jelenléte vagy hiánya lesznek majd a meghatározók.

Eddigi feltételezések alapján a fészektárs tetemek fogyasztása nem egy elterjedt jelenség a hangyák körében, így munkánk során laboratóriumi körülmények között vizsgáltuk a fészekbe cipelt saját tetemek sorsát éheztetett és jóllakott territoriális faj fészkei esetében.

Feltételezésünk alapján a tetemfogyasztás mértéke a **(f)** táplálékellátottság függvényében változik, és megfigyelhető egy stressz hatásra adott válasz. Emellett további különbségek figyelhetők meg a rivális fajok és a saját tetemek **(g)** kezelésében és **(h)** elfogyasztásuk mértékében, valamint a **(i)** frissen elpusztult és a régebbi tetemek elfogyasztási arányában is.

### **2.3. A tetem, mint fertőzésforrás**

A patogének elkerülése és egyes védekezési mechanizmusok megnyilvánulása feltételezi azok jelenlétének felismerését a tetemek felületén, így vizsgáltuk egy általános entomopatogén gomba spóráival és hifáival borított tetemekkel szembeni reakciók közötti különbségeket.

Feltételeztük, hogy a célfajunk dolgozóiból eltérő **(a)** viselkedésbeliek és **(b)** aktivitásbeli reakciókat váltanak ki a *Beauveria bassiana* általános entomopatogén gomba spóráival illetve hifáival borított fészektárs tetemek, valamint különbözhet ezek elszállítási **(c)** rátája és **(d)** iránya is.

### **2.4. Tetemkezelés és munkamegosztás**

A hulladékkezelés esetében egyes fajoknál külön higiéniai feladatokat végző csoportokat figyeltek meg, míg más fajoknál ezen feladatokat bármely idős dolgozó elvégezhette. Munkánk során a hulladékkezeléssel kapcsolatos munkamegosztást egy mérsékelt égővi polimorf dolgozókkal rendelkező faj esetében vizsgáltuk.

Feltételeztük, hogy a hulladékkezelési viselkedéseket végző dolgozók **(a)** eltérő arányban és **(b)** intenzitásban vesznek részt a higiéniai feladatokban. Feltételezésünk alapján mind méret, mind egyedi szinten tapasztalhatóak eltérések a feladatvégzés gyakoriságában és a kivitelezés hatékonyságában.

### 3. Anyag és módszer

#### 3.1. Vizsgált fajok

Munkánk során öt fajjal dolgoztunk. Terepi vizsgálatainkhoz a *Formica cinerea*-t használtuk, míg laboratóriumban a *F. cinerea* mellett a *F. sanguinea*, *F. polycтена*, *Polyergus rufescens* és *Camponotus aethiops* fajok esetében is végeztünk megfigyeléseket.

***Formica (Serviformica) cinerea* Mayr 1853** a napos, homokos élőhelyek tipikus faja, a tengermenti és szárazföld homokbuckáktól egészen a ritkás fenyőerdőkig és városokig, mérsékeltövi Európában egészen Nyugat-Szibériáig sokfelé előfordul. Opportunista faj mely leginkább ragadozó életmódot folytat, de nem veti meg az elhullott állatok tetemeit és a mézharmatot sem. A kompetitív hierarchiában elfoglalt helye kontextus-függő, de általában az agresszív fajok közé sorolható (Markó és Czechowski 2004; 2012).

A terepi vizsgálatukat a lengyelországi Kampinos Nemzeti Park Északkeleti felében végeztük. A vizsgálati fészkek egy 1000 m<sup>2</sup>-nél kisebb erdőtisztáson helyezkedtek el, melyet egy idősödő erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) erdő vett körül. A homokos talajt moha és zuzmó foltok borították, helyenként ritkás fűszerű növényzettel. A terepi vizsgálatunkhoz 10 *F. cinerea* fészket választottunk ki, úgy, hogy legalább 6 méter volt a szomszédos kolóniák között. Az idegen *F. cinerea* dolgozókat egy távolabbi, a vizsgálati helyszíntől legalább 300 méterre lévő kolóniából gyűjtöttük. A többi *Formica* faj dolgozói a vizsgálati helyszín környékén lévő kolóniákból származtak.

A laboratóriumi vizsgálatainkhoz használt kolóniák a kolozsvári Babeş-Bolyai Tudományegyetem sporttelepéről származtak, ahol leginkább az ösvények menti talajban, kövek alatt fészkeltek zavart élőhelyen. Növényzetét tekintve az élőhelyen túlnyomó többségben pázsitfűfélék voltak jelen, melyet helyenként egy pár ültetett fa vagy bokor tarkított. A kísérletek során használt *F. cinerea* kolóniák több mint 200 méterre voltak egymástól, és kolóniáik kb. 500-500 dolgozóból álltak. Ezen élőhelyről történt a rivális fajok kolóniáinak a begyűjtése is.

***Formica (Raptiformica) sanguinea* Latreille 1798** a meglehetősen meleg, száraz, nyílt és erdős területeken, különböző talajtípusok mellett egyaránt előfordul (Czechowski és mtsai. 2012). A napos, kevésbé borított élőhelyeket kedveli, mint az erdősélek és az utak mente. A fészkek gyakran pusztuló rönkök tövében, esetenként a földben, kövek alatt

fordulnak elő, és általában száraz növényi részekből, néha kicsi tülevél kupacokból készülnek (Czechowski és mtsai. 2012). Kolóniáik nagysága pár ezer dolgozótól a tízezres nagyságrendig változhat. A nászrepülésük júliusban és augusztusban zajlik. A faj nagyon agresszív, domináns a fészkéhez közel eső táplálékforráson (Hölldobler és Wilson 1990), de egyes territoriális fajok jelenlétében nem bizonyul erős kompetitornak (Slipinski és mtsai. 2011). A *F. sanguinea* leggyakoribb rabszolgái a hasonló élőhely igényű *Serviformica* fajok (főként *Formica fusca*), de ritkán más alnem fajai (*Formica* s. str., *Coptoformica*) is előfordulnak (Pisarski és mtsai. 1994; Mori és mtsai. 2001; Czechowski és mtsai. 2002; 2012), mint a *Camponotus atricolor* vagy a *Cataglyphis aenescens* (Gallé 1969). A kevert kolóniákban a rabszolgák aránya általában nem haladja meg a 10–20%-ot, de alkalmanként 50% fölé is mehet, az azonban a nagy különbségek ellenére biztos, hogy a rabszolga nélküli fészkek ritkák (Czechowski és mtsai. 2012). A rabló-hadjáratok kiterjedése kb. 100 m szokott lenni (gyakran kevesebb, mint 50 m) (Czechowski és mtsai. 2002).

A vizsgálatunk során felhasznált kolóniákat az ásosthalmi Emlékerdőben gyűjtöttük egy fenyőerdő közvetlen közeléből. A terület kis zavarásnak kitett, néhány magas növésű ruderalis fűfélével borított. A begyűjtött kolóniák legalább 150 méterre voltak egymástól, és körülbelül 1500–2000 dolgozóból (*F. fusca* rabszolga és rabszolgatartó) álltak. A rabszolgák aránya átlagosan 10% volt. A kísérlethez felhasznált fajok is a *F. sanguinea*-hoz hasonlóan az ásosthalmi Emlékerdőből (lásd Erdős és mtsai. 2013) származtak.

***Polyergus rufescens* (Latreille 1798)** főként a napos, füves élőhelyeket kedveli, de előfordulhat nyílt, világos erdőkben is. Előfordulását befolyásolja a rabszolgafaj jelenléte is, mely nélkül nem képes a túlélésre (Czechowski és mtsai. 2012). A dolgozóik nagyon harciasak, rágójuk sarló alakú és nem fogazott, ezért nem képesek vele ásásra, vagy a lárvák és bábok gondozására, ám remek fegyverként szolgál (Hölldobler és Wilson, 1990). Szigorúan monogín fészkeket kizárólag az ideiglenes szociálpazita fajokhoz hasonlóan alapítják, és akár kétezernél is több rabszolgatartó dolgozót tartalmazhatnak, de rabszolgáik száma ennek többszöröse is lehet (Czechowski és mtsai. 2002). Rendszerint csak azt a rabszolgafajt tartják, amelyet a kolónia alapításakor a fiatal királynő választott. A kolónia élete során csak ritkán történik rabszolgafaj-váltás. A rabszolga fajok általában a *Serviformica* csoportból kerülnek ki, de esetenként atipikus rabszolgáik is vannak (pl. *Formica rufa*), sőt néha egyszerre több fajhoz tartozó rabszolgák is jelen lehetnek az összetett fészkekben (lásd még Marikovsky 1963; Czechowski 2007b; Mori és mtsai. 2000). A rablás után a kizsákmányolt fészkek általában életben marad, ugyanis nagy mennyiségben

leginkább a bábokat hordják át saját fészkeikbe, így ezek a fosztogatás ellenére is évente pótlódhatnak.

A több mint 1000 rabszolga és rabszolgatartó dolgozót (rabszolgatartók aránya átlagosan 10%) tartalmazó kísérleti *P. rufescens* kolóniáink két helyről származtak: az egyik egy homokos talajú felhagyott művelésű, néhány zavarástűrő fűfajjal borított mezőgazdasági terület szegélyéről, Dunaföldvár mellől. A másik két kolónia pedig Szeged környékéről, egy lankás, nyírt, leginkább pázsitfűfélék alkotta töltésoldalról származott. Ezeket a kolóniákat a rabló-hadjáratuk során találtuk meg. A kolóniáink egymástól legalább 300 méterre helyezkedtek el. A *F. sanguinea* kolóniák gyűjtési helye melletti erdőössztyepről nem sikerült begyűjtenünk *P. rufescens* kolóniákat, ugyanis a specifikus életmódjának köszönhetően viszonylag alacsony denzitásban volt jelen, így a többszöri terepbejárásunk alkalmával sem találtuk meg kolóniáikat.

***Formica polyctena* Förster 1850** a mérsékelt övi szubmontán fenyő-, vegyes- és lombhullató erdők mélyen építi hatalmas fészkeit leginkább finom növényi anyagból (Seifert 2007; Czechowski és mtsai. 2012). Poligín kolóniáit sokszor több ezer királynő és több millió dolgozó alkotja. Könnyen alkot polidómuszos rendszereket, valamint a széles és hosszú keresőútvonalaival sikeresen fedi le az erdőaljzatot, hozzájárulva ezen élőhelyek homeosztázisához (Czechowski és mtsai. 2012). Territoriális, domináns hangyafajként nagy hatással van a területén belül előforduló más hangyafajokra, valamint jelentősen csökkenti az ott élő ízeltlábúak denzitását. A hangya-levéltetű mutualista kapcsolatokból származó mézharmat mellett, táplálékának jelentős részét ragadozással, illetve az elpusztult állati tetemek elfogyasztásával szerzi (Seifert 2007; Czechowski és Vepsäläinen 2009; Czechowski és mtsai. 2012).

A körülbelül 1000 dolgozót és fészekanyagot tartalmazó kísérleti kolóniáinkat (egymástól legalább 250 méter távolságra) egy Ásotthalom (Dél-Magyarország) melletti ültetett erdei fenyvesből (lásd Erdős és mtsai. 2013) gyűjtöttük. A kísérlet során kulcsoportként használt *Camponotus vagus* kolónia is ugyanerről az élőhelyről származott.

***Camponotus aethiops* (Latreille 1798)** egy szubmediterrán jellegű faj, mely Spanyolországtól Dél-Oroszorszáig terjed, de jelen van Északnyugat-Afrikában, a Kaukázusban, Közel-Keleten, Afganisztánban és Kazahsztánban is (Radchenko 1997; Seifert 2007; Czechowski és mtsai. 2012). Általában meszes talajú xerotherm gyepeken és bokros régiókban fordul elő (Radchenko 1997; Seifert 2007). Talajban, kövek alatt, néha kidőlt, rothadásnak indult fákban és ágakban fészkel (Seifert 2007; Lőrinczi 2011;

Stukalyuk és Radchenko 2011). Mindenevő (Seifert 2007; Stukalyuk és Radchenko 2011). Kolóniái monogínek, de esetenként poligínek is lehetnek átlagosan 1500–2000 (maximálisan 5000–7000) dolgozóval (Seifert 2007; Stukalyuk és Radchenko 2011).

A 120–150 dolgozóból álló vizsgálati kolóniánkat egy Litér (Közép-Magyarország) melletti vegyes fenyőerdő szélén gyűjtöttük (egymástól legalább 150 méter távolságról), melynek aljnövényzetét helyenként ritkás, ruderalis fajokból álló fűnemű növényzet borította. Ugyanitt begyűjtöttünk egy, a kísérlet során használt *Aphaenogaster subterranea* kolóniát is (amely a vizsgált fajnál kisebb testméretű faj), míg a vizsgált fajhoz hasonló testméretű faj, a *Camponotus vagus* egy kolóniáját egy az Ásotthalom melletti ültetett erdei fenyvesből gyűjtöttük.

### 3.2. Kísérleti elrendezés és módszerek

Vizsgálataink során különböző hangyafajok tetemeit használtunk. A szippantóval, sérülésmentesen begyűjtött egyedeket azonnal mélyhűtőbe helyeztük ( $<-18^{\circ}\text{C}$ ), ezáltal elkerülve a CHC-profil megváltozását. A tetemeket két órával a vizsgálatok előtt vettük ki a mélyhűtőből. Ez az időintervallum elegendő volt a kutikula felületén megjelenő tetemszag kialakulására (lásd Wilson és mtsai. 1958; Howard és Tschinkel 1976; Choe és Rust 2008; Choe és mtsai. 2009). Vizsgálataink előtt 10 ugyanabból a fészekből származó tetemet helyeztünk ki egy 10 cm átmérőjű műanyag lapra. Mindegyik vizsgálati felállás során a fészektárs tetemek kontrollként szolgáltak. Megfigyeléseink alatt lejegyeztük a tetemek számát a műanyag lapon mind az egy perces megfigyelések előtt, mind utána, a dolgozók számát a lapon, valamint a dolgozók viselkedését a tetemekkel szemben, így: semleges viselkedés, csápokkal való tapogatás, rágónyitogatás, harapás, cipelés és elriadás (lásd Martin és mtsai. 2009; Pamminer és mtsai. 2011). Semleges viselkedésnek tekintettük, amikor egy egyed megjelent a lapon, de nem foglalkozott a tetemekkel. Csápokkal való tapogatásnak minősült, ha a lapon megjelenő dolgozó egy meghatározott távolságból elkezdte csápjaival „letapogatni” a tetemeket, de nem került velük közvetlen kapcsolatba. Rágónyitogatásnak (agresszív magatartásnak) számított, amikor a dolgozó a tetemek megjelenésére rágóinak szétnyitásával reagált, melyet sok esetben a potroh begömböltése (hangyasav spriccelő testtartás) és gyors körbe-körbeszaladás követett. A dolgozó ez esetben sem került közvetlen kapcsolatba a tetemekkel. Cipelésnek tekintettük, amikor egy dolgozó ráharapott egy tetemre és közben arrébb helyezte azt. Elriadásként



jegyeztük le, amikor a dolgozó a tetem csápokkal való letapogatása után gyorsan visszahátrált. Amikor a tetemekeket elszállították a műanyag lapról, lejegyeztük az elszállítás irányát: a fészek fele vagy a fészekkel ellentétes irányba.

### 3.2.1. Terepi vizsgálatok

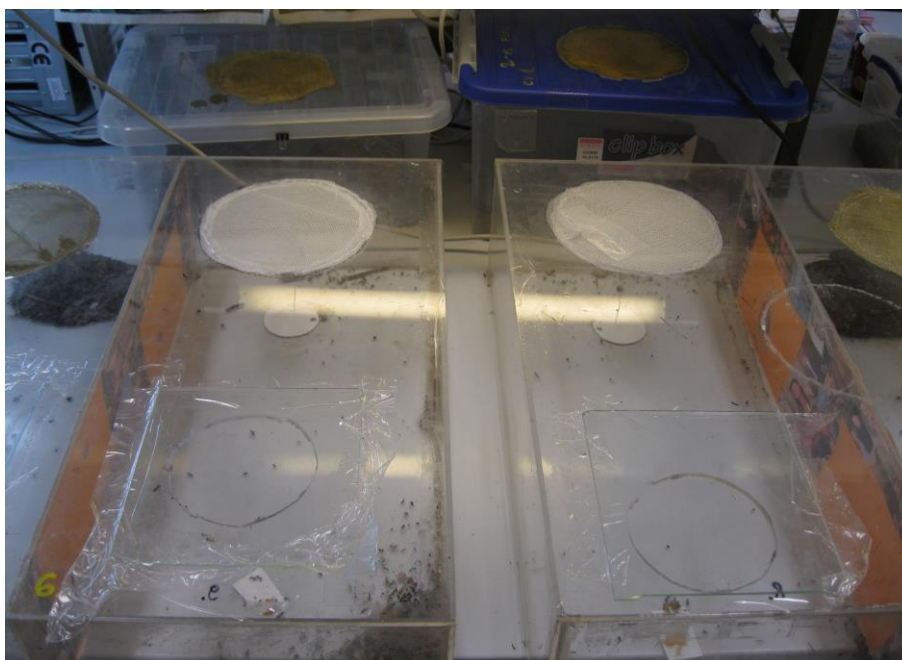
A vizsgálatok során használt műanyag lapok a vizsgálati kolóniáink legnagyobb bejáratától 50 cm-re kerültek. Mindegyik megfigyelési periódus 12 darab 1 perces megfigyelésből állt, 10 percenkénti ismétléssel. Vizsgálatainkat 2 órán át végeztük a *Formica cinerea* délutáni aktivitási idejének a csúcsán (lásd Markó és Czechowski 2004) 16<sup>20</sup> és 18<sup>40</sup> között. Kivitelezési nehézségek miatt, a fészkenkénti kezeléseket nem randomizáltuk a különböző napok során, de az ebből származó esetleges statisztikai függéseket magyarázandó, a sorrend-hatást (különböző napok) külön teszteltük. Minden megfigyelés előtt megmértük a talajszint hőmérsékletét (°C) és relatív páratartalmát (%) egy hordozható, vízálló termo-higrométerrel (Hanna Instruments HI 9565).

### 3.2.2. Laboratóriumi vizsgálatok

A laboratóriumi vizsgálatainkhoz begyűjtött kolóniákat és kolónia részeket a méretüknek megfelelően, különböző nagyságú műanyag dobozokban (44 cm × 31 cm × 23 cm és 37 cm × 26 cm × 22 cm) tartottuk, amelyeken egy kör alakú (Ø 15 cm) fém hálóval befedett rést hagytunk a megfelelő szellőzéshez és a kolóniák könnyebb vízellátásához. Minden vizsgálati kolóniát egy 10 cm-es műanyag csővel egy-egy átlátszó műanyag polimerből készült (plexi) arénához (60 cm × 30 cm × 15 cm) kötöttünk (1. ábra). Kolóniáinkat laboratóriumi körülmények között tartottuk 12 órás napi megvilágítás (reggel 7 órától este 7 óráig), 22–25°C hőmérséklet és 42–43% relatív páratartalom mellett. Etetésük kétnaponta történt egy általánosan használt laboratóriumi hangyaeledellel (Bhatkar és Whitcomb 1970), amelyet az aréna ugyanazon helyére, egy csak erre a célra használt műanyag lapra helyeztünk. A kolóniák vízellátása a fészek napi egyszeri locsolásával történt.

A különböző fajok tetemeit, a terepi megfigyelésekhez hasonlóan műanyag lapokra helyeztük, az arénák bejáratától 20 cm-re. A 12 darab 1 perces megfigyelési periódus 3 percenkénti ismétléssel követték egymást. Laboratóriumi körülmények között a nagyobb aktivitás és a kisebb távolságokból adódó gyorsabb reakció miatt volt szükség a rövidebb

időintervallumra. A különböző kísérletek esetében a fentiektől való eltéréseket az Eredmények alfejezeteinek keretén belül ismertetem.



**1. ábra.** Laboratóriumi kísérletekhez használt műanyag polimer (plexi) arénák.

### 3.3. Statisztikai elemzések

A különböző eredetű (fajú) tetemek és más változók hatását a vizsgálati lapon megjelenő hangyadolgozók egyedszámára kevert lineáris modellekkel (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés) vizsgáltuk. A teljes modellünkben a tetemek eredete, mint magyarázó faktor, az egy perces megfigyelések elején, a lapon lévő tetemek száma (továbbiakban tetemszám), a talajszinten mért hőmérséklet (továbbiakban hőmérséklet) és relatív páratartalom, mint kovariánsok, valamint a kolóniák, mint random változó szerepeltek. Laboratóriumban eltekintettünk a sorrend hatásának külön modellben való elemzésétől, ugyanis az a terepi vizsgálatunk során sem bizonyult szignifikánsnak, valamint a kísérletek random sorrendben zajlottak. Hasonló módon eltekintettünk a hőmérséklet és relatív páratartalom hatásainak a vizsgálatától is laboratóriumi körülmények között. Automatizált modellszelekciót végeztünk, és a legjobb modellek esetében ( $\Delta < 4$ ) átlagoltuk az egyes magyarázó változókat (lásd Grueber és mtsai. 2011). Azokat az egy perces megfigyeléseket vettük csak figyelembe, melyek során még volt tetem a műanyag lapokon.

A tetemek eredetének és más változóknak a hatását az egy perces megfigyelések során feljegyzett viselkedések számára GLMM segítségével (binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) vizsgáltuk. Egy agresszivitás indexet számoltunk minden egyes egy perces megfigyelés esetében: a megfigyelt kedvezőtlen viselkedések számát elosztottuk az összesen feljegyzett viselkedések számával (lásd Martin és mtsai. 2009; Pamminger és mtsai. 2011). A teljes modellünkben a tetemek eredete (faja), mint magyarázó faktor, a lapon megfigyelt dolgozók egyedszáma, a talaj menti hőmérséklet és a relatív páratartalom, mint kovariáns, és a kolóniák, mint random változó szerepeltek. Az előbbivel megegyező modellszelekciós eljárást alkalmaztunk. A kísérleti sorrend hatását az agresszivitás indexre a terepi vizsgálatok esetében külön modellben vizsgáltuk. Laboratóriumban eltekintettünk a sorrend hatásának külön modellben való elemzésétől, ugyanis az a terepi vizsgálatunk során sem bizonyult szignifikánsnak, valamint a kísérletek random sorrendben zajlottak. Hasonló módon eltekintettünk a hőmérséklet és relatív páratartalom hatásaink a vizsgálatától is laboratóriumi körülmények között. Azokat az 1 perces megfigyeléseket vettük csak figyelembe, melyek során még volt tetem a műanyag lapokon, illetve legalább egy viselkedésbeli reakciót megfigyeltünk.

Az előbbihez hasonló GLMM elemzéssel (binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) vizsgáltuk a tetemek eredetének hatását a dolgozóknak azon döntésére, hogy a tetemetek elszállítsák-e a lapról, vagy sem. Modellünkben a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó, a kolóniák, mint random változó szerepeltek. A tetemek eredetének hatását a dolgozók azon döntésére, hogy a tetemetek a temetőbe vagy a fészekbe szállítsák ugyancsak GLMM-el (binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) teszteltük. Modellünkben a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó, a kolóniák, mint random változó szerepeltek. Mivel nem tudtuk megállapítani minden tetemnek az elszállítási irányát, elemzésünkben csak azon tetemekkel számoltunk, amelyeknek a pontos elcipelési irányát sikerült feljegyezni. Laboratóriumi vizsgálataink során nem elemeztük külön modellben, hogy a tetemetek a fészekbe, vagy a temetőre cipelik-e a dolgozók, ugyanis a gyors reakciónak köszönhetően csak kevés esetben volt megállapítható a tetemek elhelyezésének pontos helye, valamint a kísérlet időtartamának lejártá után esetenként még órákig is le-fel cipelték a tetemetek.

A tetemek elszállítási ütemét Cox regresszióval vizsgáltuk. A modellünkben a tetemek eredete, mint magyarázó változó, míg a kolóniák, mint csoportosító változó (cluster) szerepeltek.

Elemzéseinket R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2013). A GLMM modelljeinket *glmer* függvénnyel elemeztük (*lme4* csomag; Bates és mtsai. 2013), míg az automatizált modellszelekciót a *dredge* függvény segítségével végeztük (*MuMIn* csomag; Bartoń 2013). Cox regressziós elemzéseinkhez a *coxph* függvényt használtuk a *survival* csomagból (Therneau 2013). A modelljeink esetében az elemzések utáni páronkénti összehasonlítást *relevel* függvénnyel végeztük. Páros összehasonlítások esetében a pontos  $p$  értékeket az elemzések során kapott  $p$  értékekből kaptuk Bonferroni-Holm korrekcióval. A további kísérletek esetében csak a fentiektől való eltéréseket ismertetem.

## 4. Eredmények

### 4.1. Jelek vagy jelentéktelen tárgyak: riválisok tetem-diszkriminációja *Formica* fajoknál

Hipotéziseinket mind terepi, mind laboratóriumi körülmények között is megvizsgáltuk. Laboratóriumi vizsgálatainkat a *F. cinerea* (2012. április) mellett, a főbb rivális fajok, mint a rabszolgatartó *F. sanguinea* (2012. június–július) és *P. rufescens* (2012. június–július), valamint a territoriális *F. polycтена* (2013. május) esetében is elvégeztük. A kérdéskört több faj szempontjából is megvizsgálva átfogóbb és pontosabb képet kaphatunk a tetemeknek a fajok közötti jelzés funkciójáról. Vizsgálatunk elsődleges céljaként a *F. cinerea*-t választottuk, ugyanis e faj tetemekkel szembeni reakcióját érintően már volt pár terepi megfigyelés (pl. Czechowski 1976; 2009), valamint számos információ áll rendelkezésünkre más *Formica* fajokkal való kompetíciós kapcsolatát illetően (pl. Czechowski és Rotkiewicz 1997; Czechowski és Markó 2005; Markó és Czechowski 2012). A mérsékelt égövi *Formica* fajok hasonló élőhelyi és táplálékforrásbeli igényekkel rendelkeznek, mely sok helyzetben vezethet a populációik közötti versengéshez. Számos tanulmány foglalkozik a kompetíciós kapcsolataikkal, így a fajok nagy többsége esetében ismert a kompetitív hierarchiában elfoglalt helyük, valamint az egymásra gyakorolt hatásuk is.

#### 4.1.1. A *Formica cinerea* tetem-diszkriminációja

##### **Terepi vizsgálatok**

A *F. cinerea* esetében a terepi vizsgálatainkat tíz kolónián végeztük 2011 augusztusában a Kampinos Nemzeti Parkban, Lengyelországban. A kísérleteink során felhasznált fajok mindegyike lokálisan együtt él a *F. cinerea*-val, így a territoriális *F. polycтена*, a rabszolgatartó *F. sanguinea*, a szubmisszív *F. fusca*, az idegen fajtárs és a fészektárs *F. cinerea*.

##### Dolgozók száma és viselkedése

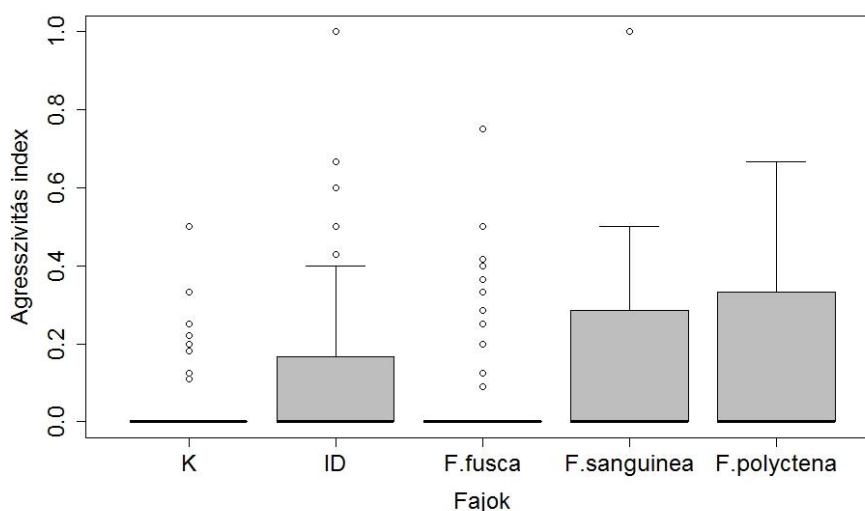
A legjobb GLMM modell, mely a *F. cinerea* dolgozók egyedsűrűségét magyarázza a tetem eredete (faja) mellett magába foglalta a tetemszámot és a talaj menti hőmérsékletet, de a modellszelekció utáni legjobb átlagolt modell magába foglalta a hőmérsékletet és a relatív

páratartalmat is (1. táblázat). A tetemek eredetének és számának volt a legnagyobb hatása (1) a változók között, melyet a hőmérséklet (0,7) és a relatív páratartalom (0,28) követett. A tetemek száma szignifikáns hatással volt a lapon megjelenő *F. cinerea* dolgozók egyedszámára (GLMM  $z = 8,13$ ;  $N = 460$ ;  $P < 0,001$ ), míg a *F. polycтена* tetemek szignifikánsan több dolgozót vonzottak, mint a többi fajhoz tartozó tetemek ( $z \geq 3,78$ ;  $P < 0,008$  minden összehasonlítás esetében). A lapon lévő dolgozók számát illetően, a második legnagyobb aktivitást a *F. sanguinea* tetemek váltották ki, mely szignifikánsan eltért a *F. fusca*, fajtárs és a fészektárs *F. cinerea* tetemek által kiváltottól ( $z \geq 2,27$ ;  $P < 0,01$ ). Nem találtunk szignifikáns különbséget a *F. fusca*, fajtárs és fészektárs *F. cinerea* tetemek által kiváltott reakciók között ( $z \leq 1,89$ ;  $NS$ ). A hangyák aktivitása szignifikánsan nőtt a hőmérséklettel ( $z = 2,07$ ;  $P < 0,05$ ), míg a relatív páratartalomnak nem volt hatása ( $z = 0,43$ ;  $NS$ ).

**1. táblázat.** A műanyag lapon megjelenő *F. cinerea* egyedszámot magyarázó GLMM modellek, melyek bekerültek az átlagolt legjobb modellbe.

Modell	df	logLIK	AICc	$\Delta$	Súlyozás
tetem faj + hőm + tetemszám	8	-678,99	137,30	0	0,50
tetem faj + tetemszám	7	-68,85	137,94	1,64	0,22
tetem faj + hőm + RH + tetemszám	8	-678,87	1376,14	1,84	0,20
tetem faj + RH + tetemszám	8	-680,80	1377,93	3,63	0,08

A *F. cinerea* dolgozók agresszív viselkedését magyarázó legjobb GLMM modell csak a tetemek eredetét foglalta magába, azonban a modellszelekciós eljárás során az átlagolt modellbe bekerült még a lapon megjelenő dolgozók egyedszáma, a hőmérséklet és a relatív páratartalom is (2. táblázat). Mindezek alapján a tetemek eredetének volt a legnagyobb hatása (1), melyet a dolgozók száma (0,49), relatív páratartalom (0,39) és a hőmérséklet (0,26) követett. Az utóbbi három változónak nem volt szignifikáns hatása az agresszív viselkedések számára (GLMM  $z \geq 0,21$ ;  $N = 231$ ;  $NS$ ), ellenben a különböző eredetű tetemek hatása jelentős volt (2. ábra). A *F. polycтена* és a *F. sanguinea* tetemek szignifikánsan több agresszív reakciót váltottak ki, mint a fészektárs *F. cinerea* tetemek (*F. polycтена*  $z = 3,02$ ; *F. sanguinea*  $z = 2,98$ ;  $P < 0,05$ ) (2. ábra), míg a *F. fusca* és fajtárs *F. cinerea* tetemek hatása nem volt szignifikáns ( $z \leq 2,23$ ;  $NS$ ) (2. ábra). Nem találtunk szignifikáns különbséget a fajtárs *F. cinerea* és a többi faj teteme által kiváltott reakciókban.



**2. ábra.** A különböző fajú tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. cinerea*, ID – fajtárs *F. cinerea*.

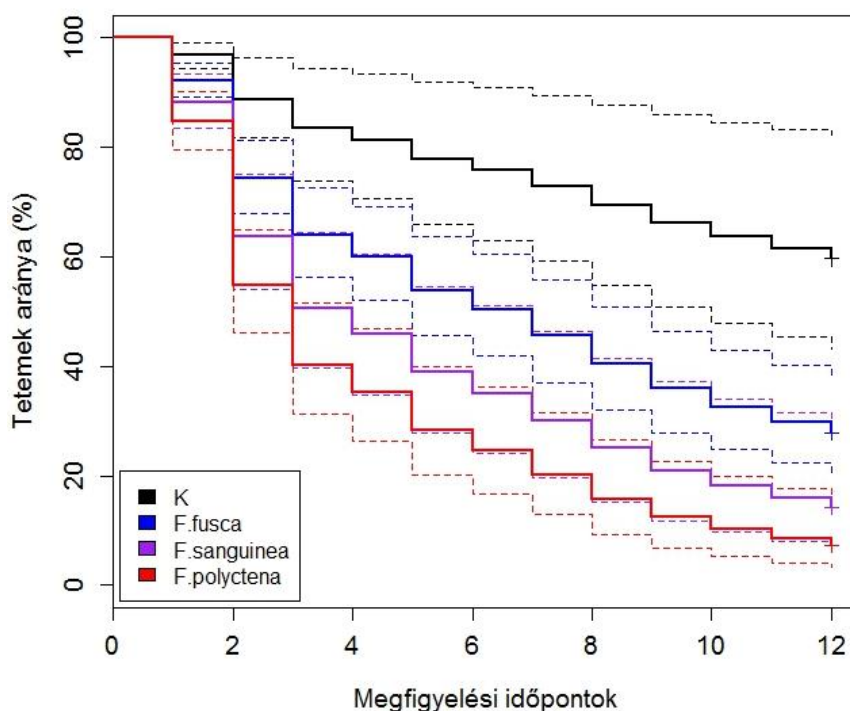
**2. táblázat.** A *F. cinerea* dolgozók agresszivitását magyarázó GLMM modellek, melyek bekerültek az átlagolt legjobb modellbe.

Modell	df	logLIK	AICc	$\Delta$	Súlyozás
tetem faj	6	−219,09	450,56	0	0,23
egyedszám + tetem faj	7	−218,09	450,69	0,13	0,22
tetem faj + RH	7	−218,50	451,50	0,94	0,15
egyedszám + tetem faj + RH	8	−217,46	451,58	1,02	0,14
tetem faj + hőm	7	−219,07	452,65	2,09	0,08
egyedszám + tetem faj + hőm	8	−218,05	452,75	2,19	0,08
tetem faj + hőm + RH	8	−218,49	453,63	3,07	0,05
egyedszám + tetem faj + hőm + RH	9	−217,44	453,69	3,13	0,05

### Tetemek elszállítási rátája és iránya

A dolgozók a tetemek nagy többségét ( $N = 350$ , 70%) eltávolították a két órás megfigyelési periódus alatt. A fészektárs *F. cinerea* tetemek 46%-át, míg a fajtárs tetemek 51%-át szállítottak el. Az idegen rivális fajok esetében ez az arány jóval magasabb volt: 94% a *F. polyctena*, 84% a *F. sanguinea* és 75% a *F. fusca* esetében. A GLMM elemzés alátámasztotta megfigyelésünket, miszerint a *F. sanguinea* kivételével ( $z = 1,9$ ; NS) a *F. polyctena* tetemeket szignifikánsan magasabb arányban szállították el, mint a többi faj tetemét ( $z \geq 3,38$ ;  $P < 0,01$ ). Nem találtunk szignifikáns különbséget az elszállított *F. sanguinea* és *F. fusca* tetemek között, továbbá mindkét faj tetemeit nagyobb arányban

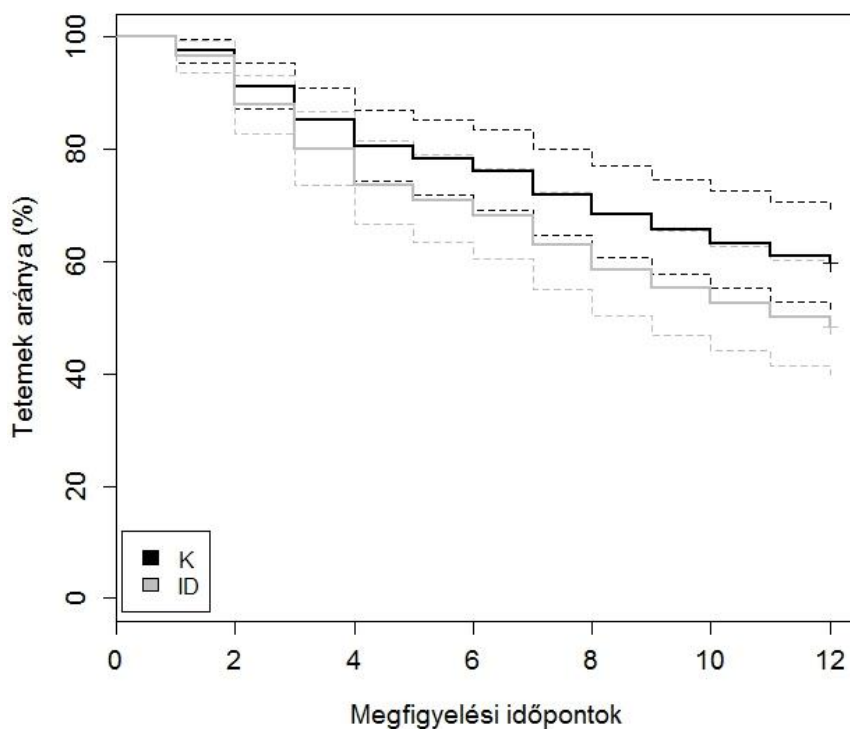
szállították el, mint a fészektárs és fajtárs *F. cinerea* tetemeket ( $z \geq 4,23$ ;  $P < 0,001$ ). Az elszállított tetemek arányát tekintve, nem találtunk szignifikáns különbséget a fajtárs és fészektárs tetemek között ( $z = 1,81$ ; NS).



**3. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs *F. cinerea* és a vele együtt előforduló *Formica* fajok esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. cinerea*.

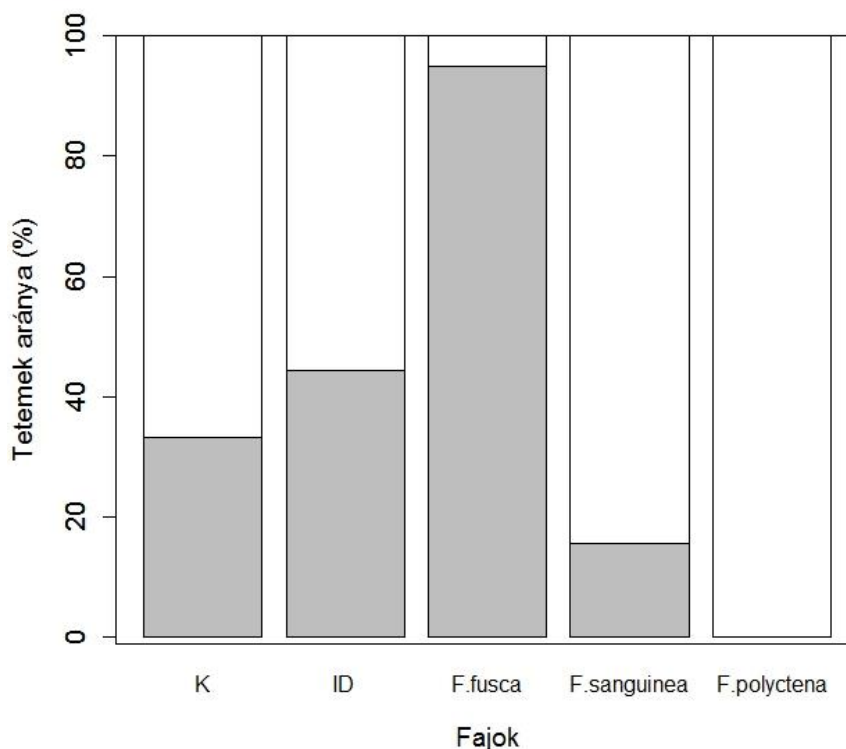
A Cox regressziós vizsgálat alapján nem találtunk szignifikáns különbséget a fészektárs és fajtárs *F. cinerea* elszállítási dinamikájában (Cox  $coeff = 0,33$ ;  $z = 1,76$ ;  $N = 500$ ; NS) (3. ábra). A legrövidebb idő alatt a *F. polyctena* tetemeket (3. ábra) szállították el, ugyanis ezeket a *F. sanguinea* kivételével ( $coeff = 0,29$ ;  $z = 1,3$ ; NS) minden más faj tetemeinél szignifikánsan gyorsabban távolították el a vizsgálati lapról ( $coeff \geq 0,71$ ;  $z \geq 3,43$ ;  $P < 0,001$ ). A *F. sanguinea* tetemeket is gyorsan elszállították a lapról, mely szignifikánsan eltért a fészektárs ( $coeff = 1,33$ ;  $z = 2,87$ ;  $P < 0,05$ ) és marginálisan az idegen *F. cinerea* ( $coeff = 0,99$ ;  $z = 2,49$ ;  $P = 0,052$ ) (4. ábra), valamint nem szignifikánsan a *F. fusca* ( $coeff = 0,42$ ;  $z = 1,72$ ; NS) (3. ábra) esetében tapasztaltaktól. A *F. fusca* tetemeket szignifikánsan gyorsabban szállították el, mint a fészektárs és fajtárs *F. cinerea* tetemeket ( $coeff \geq 0,57$ ;  $z \geq 2,61$ ;  $P < 0,05$ ) (3. ábra). A többi esetben nem találtunk szignifikáns különbséget.





**4. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs és idegen *F. cinerea* tetemek esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. cinerea*, ID – fajtárs *F. cinerea*.

Az elszállított fészektárs tetemek nagy részét (65%) a fészekbe szállították, a többi faj tetemeihez hasonlóan (5. ábra). Az egyetlen kivételt a *F. fusca* tetemei képezték, amely esetben a tetemeket a többi fajéhoz képest szignifikánsan nagyobb arányban a fészektől elfele szállították (GLMM  $z \leq -2,91$ ;  $N = 118$ ;  $P < 0,05$ ), mely alól kivételt csak az idegen *F. cinerea* tetemek képezték, ugyanis a különbség csak marginálisan volt szignifikáns ( $z = -2,51$ ;  $P = 0,06$ ) (5. ábra). A másik végletet a *F. polyclena* tetemek esetében tapasztaltuk, ahol szignifikánsan több tetemet cipeltek a fészekbe, mint a fészektárs *F. cinerea* ( $z = 2,69$ ;  $P = 0,05$ ) tetemek esetében, azonban a fajtárs *F. cinerea* és a *F. sanguinea* tetemek esetében tapasztaltaktól nem különbözött szignifikánsan ( $z \leq 2,4$ ;  $NS$ ) (5. ábra). A fészektárs és fajtárs *F. cinerea* tetemek között nem találtunk szignifikáns különbséget a cipelési irányt illetően ( $z = -0,353$ ;  $NS$ ) (5. ábra).



**5. ábra.** Az elszállított tetemek iránya a különböző eredetű tetemek esetében: szürke – a célkolóniánkba, fehér – a célkolóniáktól elfele. K – kontroll fészektárs *F. cinerea*, ID – fajtárs *F. cinerea*.

### Laboratóriumi vizsgálatok

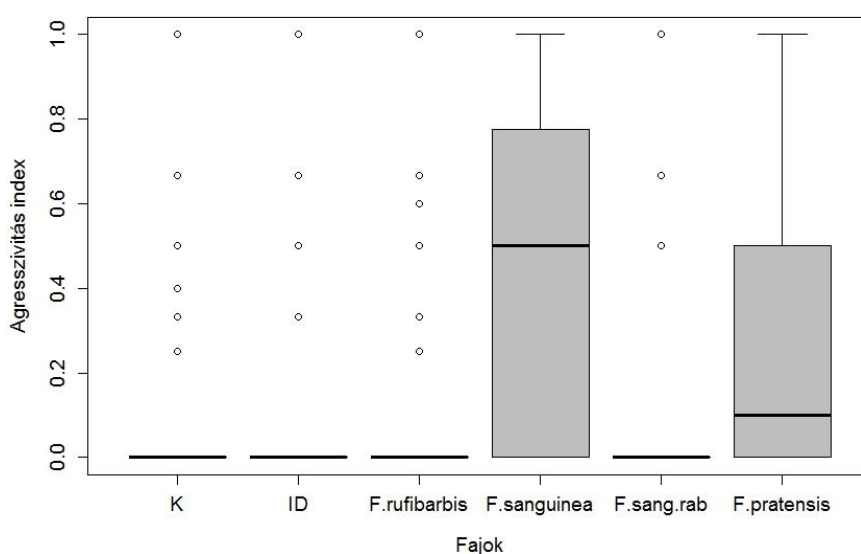
Laboratóriumban, a begyűjtési nehézségek miatt, a vizsgálat során használt hat *F. cinerea* (öt kísérleti és egy a fajtárs rivális tetemek előállítására) kolónia Kolozsvár mellől származott. Ezen kolóniák eltérő élőhelye miatt a közösséget alkotó fajok is részben különböztek. Vizsgálatunkhoz így a kontrollként használt fészektárs tetemek mellett, felhasználtunk idegen fajtárs, szubmisszív *F. rufibarbis*, rabszolgatartó *F. sanguinea* és *F. fusca* rabszolgája, valamint territoriális *F. pratensis* tetemeiket.

### Dolgozók száma és viselkedése

A különböző tetemek körül megjelenő egyedszámokat elemezve, az átlagolt legjobb modellünk magába foglalta a tetemek eredete mellett a tetemszámot is ( $AICc = 1070,58$ ), melyek közül a tetemek eredetének volt a legnagyobb a hatása (1), míg a tetemszámnak jóval kisebb (0,28). A különböző eredetű tetemek körül megjelenő egyedszámokat összehasonlítva, a *F. sanguinea* (GLMM  $z = 9,09$ ;  $N = 498$ ;  $P < 0,001$ ) és rabszolgája (*F. fusca*) ( $z = 8,17$ ;  $N = 498$ ;  $P < 0,001$ ), valamint a territoriális *F. pratensis* ( $z = 9,24$ ;  $P < 0,001$ ) váltott ki szignifikánsan nagyobb aktivitást, mint a fészektárs tetemek. Ezen fajok

által kiváltott reakció szignifikánsan magasabb egyedszám megjelenését eredményezte, mint a fajtárs *F. cinerea* ( $z \geq 7,85$ ;  $P < 0,001$ ) és a szubmisszív *F. rufibarbis* ( $z \geq 7,41$ ;  $P < 0,001$ ). A *F. fusca* rabszolgához képest a *F. pratensis* is szignifikánsan nagyobb aktivitást idézett elő ( $z = 2,72$ ;  $P < 0,04$ ). A többi esetben nem találtunk szignifikáns különbséget. A tetemszámnak nem volt szignifikáns hatása a megjelenő egyedszámokra ( $z = 0,02$ ;  $NS$ ).

Az agresszivitási indexeket elemző legjobb átlagolt modellünk a tetemek eredete mellett (0,75), magába foglalta az egyedszámot (0,42) is ( $AICc = 444,44$ ). A *F. sanguinea* tetemekkel szemben több agresszív viselkedést figyeltünk meg, mint a rabszolgájával szemben (GLMM  $z = 3,3$ ;  $N = 498$ ;  $P = 0,015$ ) (6. ábra). A többi esetben nem találtunk szignifikáns különbséget, valamint az egyedszámnak sem volt szignifikáns hatása (6. ábra).

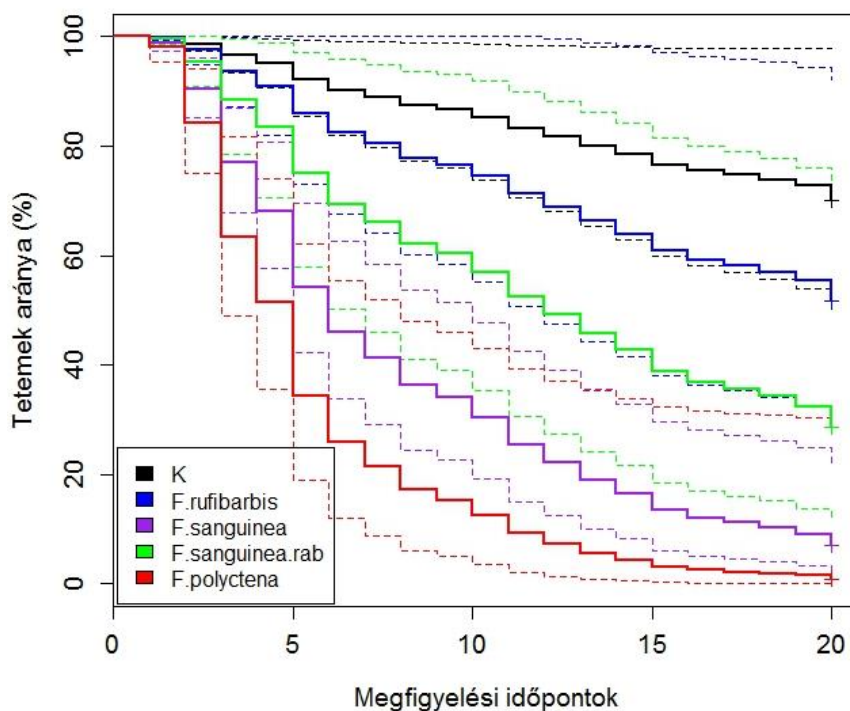


**6. ábra.** A különböző fajú tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. cinerea*, ID – fajtárs *F. cinerea*.

#### Tetemek elszállítási rátája

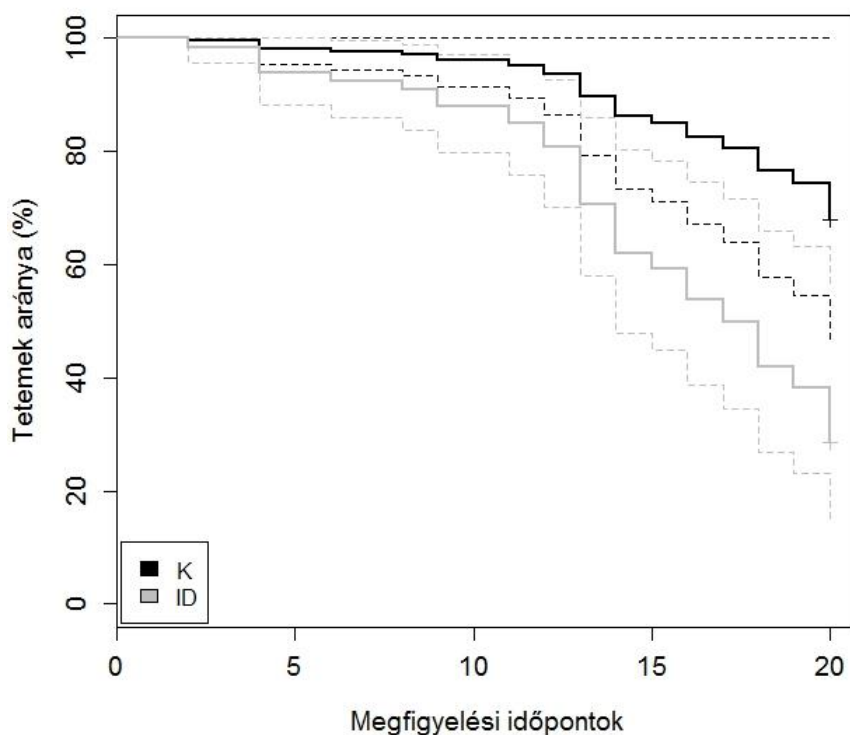
A vizsgálat ideje alatt a lapról a *F. rufibarbis*-t leszámítva (GLMM  $z = 1,63$ ;  $N = 300$ ;  $NS$ ), minden más faj esetében szignifikánsan több tetemet szállítottak el, mint a fészektárs tetemek esetében ( $3,71 < z < 5,45$ ;  $P < 0,021$ ). A *F. cinerea* tetemekhez képest, a *F. sanguinea* ( $z = 2,97$ ;  $P < 0,03$ ) és a *F. pratensis* ( $z = 2,97$ ;  $P < 0,03$ ) tetemeket szignifikánsan nagyobb arányban szállították el, a *F. rufibarbis*-ét szignifikánsan kisebb mértékben ( $z = -2,9$ ;  $P < 0,03$ ), míg a rabszolga *F. fusca* esetében a különbség nem volt szignifikáns ( $z = -0,71$ ;  $NS$ ). A rabszolga *F. fusca* tetemeket ( $z = 2,24$ ;  $NS$ ) leszámítva, a *F. rufibarbis* tetemeknél minden más fajét nagyobb mértékben cipelték el ( $2,9 < z < 4,7$ ;  $P < 0,001$ ).

0,021). Nem találtunk különbséget a *F. pratensis* és a *F. sanguinea* tetemek elszállításának mértékében ( $z = -0,57$ ;  $P = NS$ ), de mindkét faj esetében szignifikánsan nagyobb arányúnak bizonyult a rabszolga tetemekénél ( $z > 3,2$ ;  $P < 0,02$ ).



**7. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs *F. cinerea* és a vele együtt előforduló *Formica* fajok esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. cinerea*.

A *F. pratensis* tetemek elszállításának dinamikája bizonyult a leggyorsabbnak a fészektárs tetemekhez képest a Cox regressziós modelljeink alapján (Cox  $coeff = 2,77$ ;  $z = 5,31$ ;  $N = 300$ ;  $P < 0,001$ ) (7. ábra). A második leggyorsabban a *F. sanguinea* tetemeket szállították el ( $coeff = 2,15$ ;  $z = 3,96$ ;  $P < 0,001$ ) (7. ábra). Hasonlóan mindkét fontosabb rivális faj esetében a reakció gyorsabb volt, mint a fajtárs *F. cinerea* esetében tapasztaltak ( $coeff > 1,12$ ;  $z > 2,97$ ;  $P < 0,03$ ) (7. ábra). A többi összehasonlítás során nem találtunk szignifikáns különbséget (7. és 8. ábra).



**8. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs és idegen *F. cinerea* tetemek esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. cinerea*, ID – fajtárs *F. cinerea*.

#### 4.1.2. Rabszolga és rabszolgatartó fajok tetemei szociálp parazita szemmel

Vizsgálatainkhoz a *F. sanguinea* (fakultatív) és a *P. rufescens* (obligát) rabszolgatartó fajokat választottuk, melyeknek az élőhely igénye átfed és ugyanazokat a *Serviformica* fajokat használják rabszolgaként (Czechowski 2007a). Ezek a jellegzetességek interspecifikus kompetíció jelenlétét feltételezik (Czechowski 2007a), hasonlóan az észak-amerikai *Polyergus breviceps* és a fakultatív rabszolgatartó *Formica* fajok között (Bono és mtsai. 2006).

A rabszolgatartó fajok különböző tetemekkel szembeni reakciójának laboratóriumi vizsgálata során három *F. sanguinea* (+ *F. fusca* rabszolga) és három *P. rufescens* (+ *F. rufibarbis* rabszolga) kolóniával dolgoztunk 2012-ben (június-július). Megfigyeléseink során külön-külön jegyeztük le mindkét rabszolga és a rabszolgatartó tetemekkel szembeni agresszív interakciók gyakoriságát és a megjelenő egyedszámaikat. Mindkét rabszolgatartó faj esetében külön-külön GLMM segítségével elemeztük a különböző eredetű (fajú) tetemek

és más változók hatását a rabszolga és rabszolgatartó dolgozókra. A további elemzéseink során a rabszolga és a rabszolgatartó esetében végzett megfigyeléseinket összevontuk.

### **A *F. sanguinea* reakciói különböző eredetű tetemek jelenlétére**

Kísérleteink során kontrollként a fészektárs *F. sanguinea* (továbbiakban fészektárs) tetemet használtuk. Ezek mellett behelyeztünk még fészektárs rabszolga *F. fusca* (továbbiakban fészektárs rabszolga), idegen fajtárs *F. sanguinea* rabszolgatartó (továbbiakban fajtárs) és annak *F. fusca* rabszolgája (továbbiakban fajtárs rabszolga) és a *P. rufescens* obligát rivális rabszolgatartó (továbbiakban *P. rufescens*) és annak *F. rufibarbis* rabszolgája (továbbiakban rivális rabszolga), valamint nem rabszolga kolóniából származó *F. fusca* (továbbiakban *F. fusca*) és *F. rufibarbis* (továbbiakban *F. rufibarbis*) tetemet.

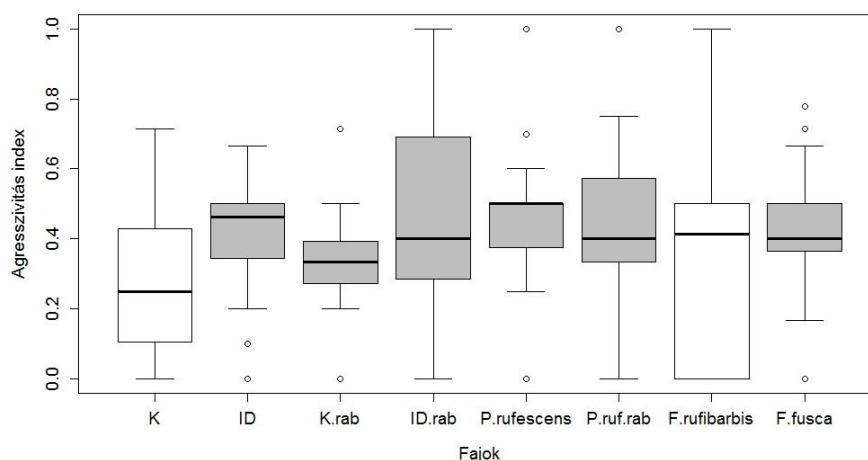
### Dolgozók száma és viselkedése

GLMM segítségével vizsgáltuk a tetemek eredetének (1) és számának (0,36) hatását a megjelenő rabszolga egyedszámokra. A legjobb átlagolt modell (AICc=641,84) alapján a fészektárs rabszolga és *F. rufibarbis* tetemek esetében szignifikánsan kevesebb egyed volt jelen, mint a fészektárs (GLMM  $z \geq -4,37$ ;  $N = 264$ ;  $P < 0,001$ ), fajtárs ( $z \geq -4,4$ ;  $P < 0,001$ ), *P. rufescens* ( $z \geq -3,81$ ;  $P < 0,01$ ), rivális rabszolga ( $z \geq -4,2$ ;  $P < 0,001$ ) és a *F. fusca* ( $z \geq -3,58$ ;  $P < 0,03$ ) tetemek körül jelenlévőknél. A többi páros összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget, valamint a tetemszámnak sem volt szignifikáns hatása ( $z = 0,99$ ;  $N = 264$ ;  $NS$ ).

A rabszolgatartó esetében is a legjobb átlagolt modell magába foglalta a tetemek eredetét (1) és számát is (0,72) (AICc=1472,56). A *F. sanguinea* dolgozók a GLMM alapján szignifikánsan nagyobb egyedszámban jelentek meg a fajtárs (GLMM  $z = 3,29$ ;  $N = 264$ ;  $P < 0,01$ ) és szignifikánsan kevesebben a *F. rufibarbis* ( $z = -7,33$ ;  $P < 0,001$ ) tetemek körül, mint a fészektárs tetemek esetében. A fajtárs tetemek körül szignifikánsan több egyed jelent meg, mint a *P. rufescens* ( $z = 3,21$ ;  $P = 0,03$ ) és a *F. rufibarbis* ( $z = 9,5$ ;  $P < 0,001$ ) tetemek körül. A *F. rufibarbis* tetemek sokkal kisebb aktivitást idéztek elő, mint bármelyik másik tetemtípus ( $-4,7 < z < -9,5$ ;  $P < 0,001$ ). A többi összehasonlítás nem eredményezett szignifikáns különbséget, azonban a tetemszám hatása szignifikáns volt ( $z = -2$ ;  $P = 0,045$ ).

A különböző tetemek által kiváltott agresszív viselkedések számát vizsgálva, a legjobb átlagolt modell magába foglalta a tetemek eredetét (1) és az egyedszámot (0,42) (AICc = 743,89) is. A fészektárs *F. sanguinea* tetemekhez képest a legnegatívabb reakciót a *P. rufescens* (GLMM  $z = 3,47$ ;  $N = 264$ ;  $p < 0,01$ ) tetemek váltották ki, melyet a rabszolga

*F. rufibarbis* ( $z = 3,2$ ;  $p < 0,05$ ), és a *F. fusca* ( $z = 3,8$ ;  $p < 0,01$ ) tetemek által előidézett reakció követett (12. ábra). A többi összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget, valamint az egyedszámnak sem volt szignifikáns hatása ( $z = 1,24$ ;  $N = 264$ ; *NS*) (9. ábra).

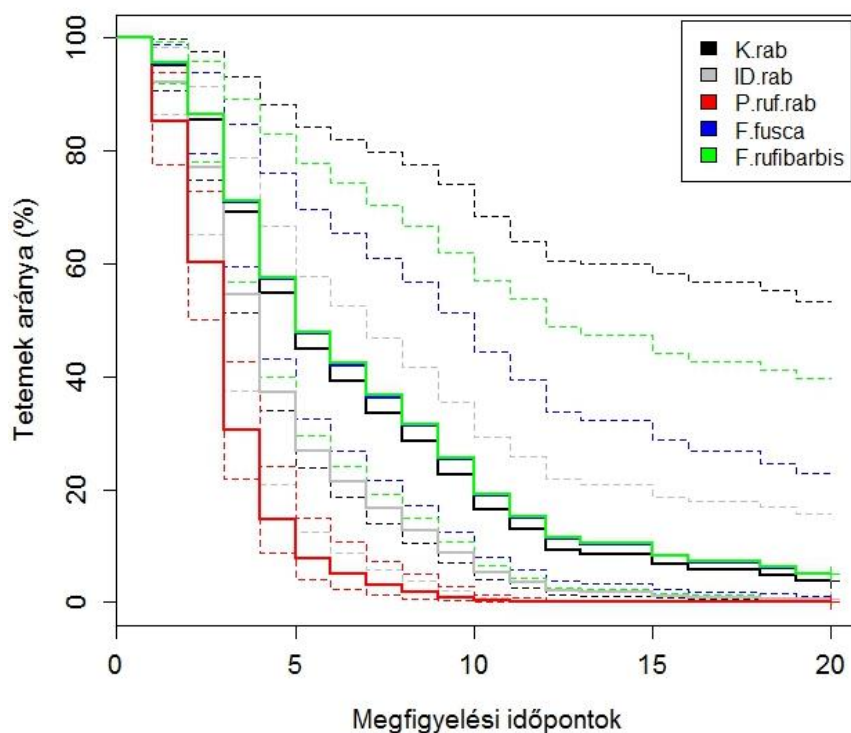


**9. ábra.** A különböző fajú tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. sanguinea*, ID – fajtárs *F. sanguinea*, K.rab – fészektárs *F. sanguinea* rabszolga, ID.rab – fajtárs *F. sanguinea* rabszolga.

### Tetemek elszállítási rátája

A lapokról elszállított tetemek arányát fajonként vizsgálva nem találtunk szignifikáns különbséget a különböző eredetű tetemek között. Megfigyeléseink alapján a tetemek nagy részét a fészekbe szállították, leginkább a rabszolgatartó dolgozók.

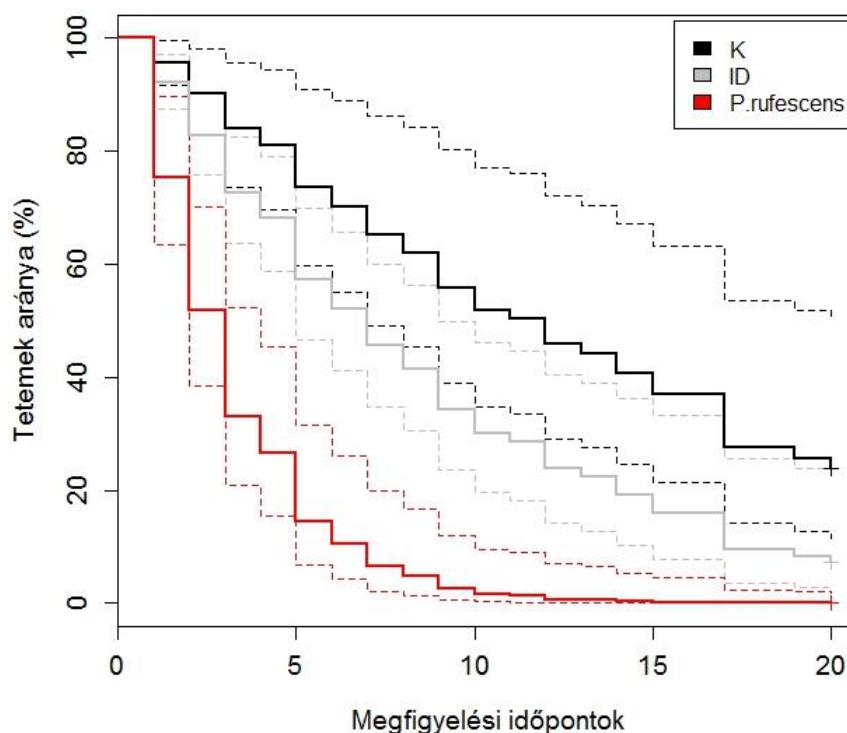
A tetemek elszállítását vizsgálva, a fészektárs tetemekhez képest a leggyorsabb reakciót a rivális rabszolga esetében tapasztaltuk ( $\text{Cox coeff} = 2,05$ ;  $N = 240$ ;  $z = 28,5$ ;  $P < 0,001$ ) (10. és 11. ábra). Ez szignifikánsan gyorsabbnak ( $\text{coeff} \geq 1,19$ ;  $z \geq 3,15$ ;  $P < 0,05$ ) bizonyult a fajtárs, a *F. fusca* és a *F. rufibarbis* tetemeinek az elszállításánál (10. ábra). A fészektárs tetemekhez képest ugyancsak gyors reakciót váltottak ki a *P. rufescens* tetemek ( $\text{coeff} = 1,92$ ;  $z = 4,94$ ;  $P < 0,001$ ), mely szignifikánsan gyorsabbnak bizonyult a fajtárs és *F. fusca* ( $\text{coeff} \geq 1,06$ ;  $z \geq 4,28$ ;  $P < 0,001$ ) tetemek esetében tapasztaltaknál (10. és 11. ábra). A fajtárs tetemekhez képest a *F. fusca* tetemet is gyorsabban szállították el ( $\text{coeff} = 0,86$ ;  $z = 4,37$ ;  $P < 0,001$ ). A többi összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget ( $-0,83 < \text{coeff} < 1,08$ ;  $-1,84 < z < 1,97$ ; *NS*) (10. és 11. ábra).



**10. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs *F. sanguinea* és a vele előforduló rabszolga fajok esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K. rab – kontroll *F. sanguinea* rabszolga, ID. rab – fajtárs *F. sanguinea* rabszolga.

Az összesített viselkedések 87,65%-át a rabszolgatartó *F. sanguinea* és 12,35%-át a rabszolgája esetében figyeltük meg, mely megközelítőleg a tetemcipelés során is fennállt (87% a rabszolgatartó és 13% a rabszolga). A tetemeket a fészekből jól körülhatárolt hulladékkupacokra cipelték, általában darabokra szedve. A hulladéktelepeken a tetemek mellett nagyobb mennyiségben találtunk táplálékdarabokat és megszáradt bábőröket. A kupacokon általában mindig jelen volt pár *F. sanguinea* dolgozó, amely rendezte a különböző hulladék-elemeket, leginkább tetemeket. Ritkán a rabszolga fajt is sikerült megfigyelni, amint tetemeket húz a hulladékkupacra.





**11. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészekládás és idegen *F. sanguinea*, és *P. rufescens* tetemek esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészekládás *F. sanguinea*, ID – fajtárs *F. sanguinea*.

### Az amazonhangya reakciói különböző eredetű tetemek jelenlétére

Kísérleteink során kontrollként a fészekládás *P. rufescens* (továbbiakban fészekládás) tetemeket használtuk. Ezek mellett behelyeztünk még fészekládás *F. rufibarbis* rabszolga (továbbiakban fészekládás rabszolga), idegen fajtárs *P. rufescens* rabszolga (továbbiakban fajtárs) és annak *F. rufibarbis* rabszolgája (továbbiakban fajtárs rabszolga), valamint a fakultatív rivális *F. sanguinea* rabszolga (továbbiakban *F. sanguinea*) és annak *F. fusca* rabszolgája (továbbiakban rivális rabszolga), valamint nem rabszolga kolóniából származó *F. fusca* (továbbiakban *F. fusca*) és *F. rufibarbis* (továbbiakban *F. rufibarbis*) tetemeket.

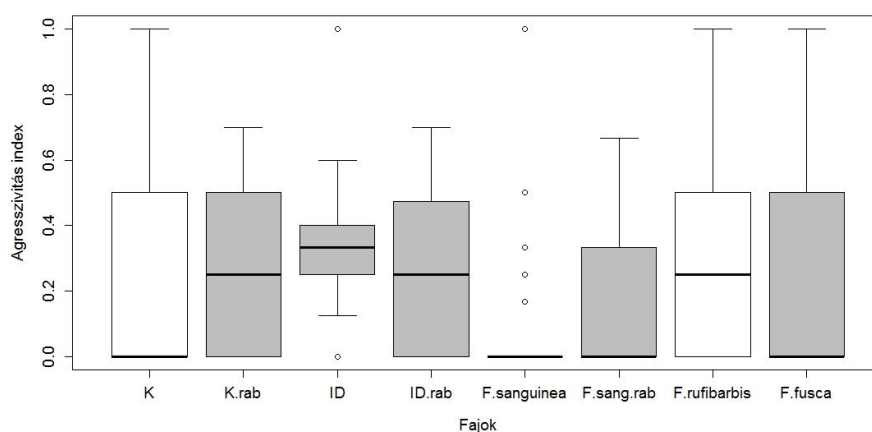
### Dolgozók száma és viselkedése

A tetemek körül megjelenő rabszolga egyedszámokat elemző legjobb átlagolt modell a tetemek eredete mellett (1) a tetemszámot (0,36) is magába foglalta (AICc = 1937,85). A fészekládás rabszolga dolgozókból a fészekládás tetemekhez képest a fajtárs (GLMM  $z = 15,78$ ;  $N = 411$ ;  $p < 0,001$ ) dolgozók tetemei váltották ki a legnagyobb aktivitást, melyet a fajtárs rabszolga ( $z = 6,36$ ;  $p < 0,001$ ) és *F. rufibarbis* ( $z = 6,2$ ;  $p < 0,001$ ) tetemekkel

szembeni reakció követett. A fajtárs tetemeket szignifikánsan több egyed vette körül, mint bármely másik tetemtípust ( $13,43 < z < 16,31$ ;  $p < 0,001$ ), míg a fajtárs rabszolga tetemek nagyobb aktivitást idéztek elő ( $z \geq 3,62$ ;  $p < 0,01$ ), mint a fészektárs rabszolga, a *F. sanguinea* és rabszolgája, valamint a *F. fusca* tetemek. A *F. rufibarbis* tetemeket több rabszolga egyed vette körül, mint a fészektárs rabszolga, *F. sanguinea* és rabszolgája, valamint a *F. fusca* ( $z \geq 3,44$ ;  $p < 0,01$ ) tetemeket. A fészektárs és a *F. sanguinea* tetemek körül szignifikánsan kevesebb egyed jelent meg, mint a rivális rabszolga ( $z \geq 2,81$ ;  $p < 0,05$ ) és a fészektárs rabszolga ( $z \geq 3,31$ ;  $p < 0,01$ ) tetemek esetében. A többi összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget, míg a tetemszámnak sem volt szignifikáns hatása ( $z = 9,83$ ; *NS*).

A rabszogatartó egyedszámokra vonatkozó legjobb átlagolt modell mind a tetemek eredetét (1), mind a tetemszámot is magába foglalta (0,39) ( $AICc = 606$ ). A fajtárs tetemek szignifikánsan nagyobb aktivitást idéztek elő a *P. rufescens* dolgozók esetében, mint a fészektárs rabszolga tetemek (GLMM  $z = 3,52$ ;  $N = 411$ ;  $P < 0,01$ ). A rivális rabszolga tetemek kisebb egyedszám megjelenését idézték elő ( $z \geq -3,18$ ;  $P < 0,05$ ), mint a fajtárs, a *F. fusca* és *F. rufibarbis* tetemek. A többi összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget, valamint a tetemszámnak sem volt szignifikáns hatása ( $z = 1,08$ ; *NS*).

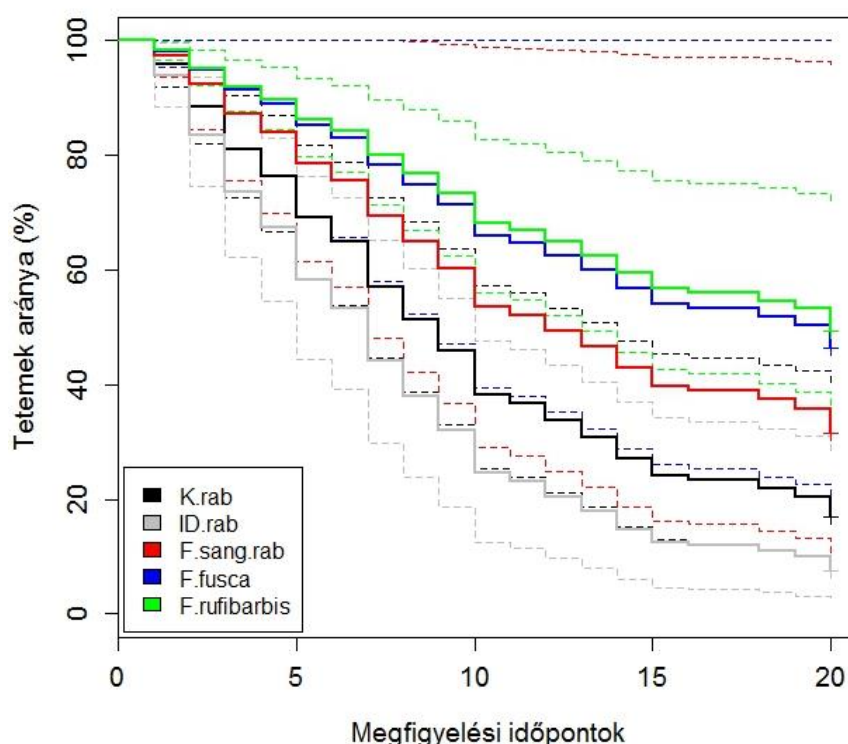
Az agresszív reakciók gyakoriságát vizsgálva, a legjobb modell magába foglalta a tetemek eredete (1) mellett, az egyedszámot (0,62) is ( $AICc = 929,17$ ). A különböző fajú tetemekre adott válaszok esetében nem találtunk szignifikáns különbséget (12. ábra), de az egyedszámnak szignifikáns hatása volt (GLMM  $z = -2,39$ ;  $N = 411$ ;  $p < 0,017$ ).



**12. ábra.** A különböző fajú tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *P. rufescens*, ID – fajtárs *P. rufescens*, K.rab – fészektárs *P. rufescens* rabszolga, ID.rab – fajtárs *P. rufescens* rabszolga.

A lapokról elszállított különböző fajú tetemek esetében csak a *F. sanguinea* és a két potenciális rabszolga faj, a *F. fusca* (GLMM  $z = -3,24$ ;  $N = 240$ ;  $P = 0,03$ ) és *F. rufibarbis* ( $z = -3,12$ ;  $P < 0,05$ ) esetében találtunk szignifikáns különbséget. A vizsgálat ideje alatt a tetemek nagy részét a temető fele szállították, vagy szétszórva hagyták az arénában.

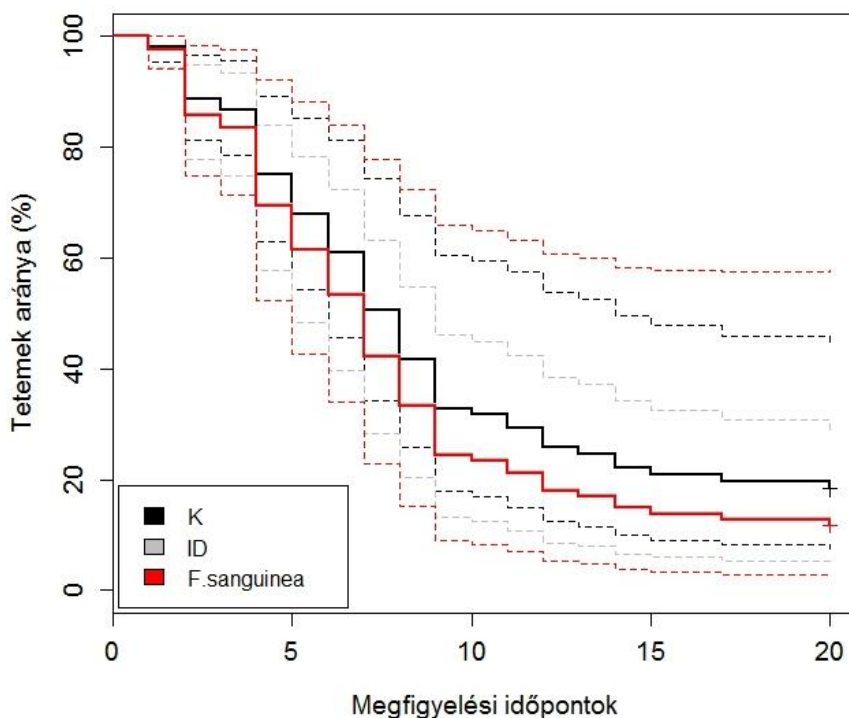
Az *P. rufescens*-nél a fészektárs tetemek gyors tetemcipelést váltottak ki. A *F. rufibarbis* tetemek elszállítása szignifikánsan lassabbnak bizonyult a fészektárs rabszolga, fajtárs rabszolga és a *F. sanguinea* tetemek ( $coeff \geq 0,88$ ;  $z \geq 1,27$ ;  $P < 0,05$ ) esetében tapasztaltaknál (13. és 14. ábra). A többi összehasonlítás esetében nem találtunk szignifikáns különbséget (13. és 14. ábra).



**13. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján az fajtárs rabszolga és a vele együtt előforduló rabszolga fajok esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K. rab – kontroll fészektárs *P. rufescens* rabszolga, ID. rab – fajtárs *P. rufescens* rabszolga.

A viselkedések 92,8%-át a rabszolga, és 7,21%-át a rabszolgatartó dolgozók esetében figyeltük meg, mely arány a tetemcipelések esetében is csak kis mértékben változott (96,62%-át a rabszolga és 3,78%-át a rabszolgatartó). A tetemek körül csak kisszámú rabszolgatartó dolgozó jelent meg, és általában csak csápjaikkal tapogatták a tetemeket, de esetenként azonban az is előfordult, hogy megharapták vagy arrébb cipelték azokat. A tetemek egy kis részét szállították csak a fészekbe, a többit általában szétszórva

hagyták az aréna egy távolabbi részében. Ahogy egyre több „szemét” jelent meg, a kupacok egyre rendezettebbé váltak, mely a hulladéktelepen tevékenykedő dolgozóknak volt köszönhető. Ritkán feltűnt egy-egy rabszolगतartó dolgozó is a hulladékkupac körül, de sosem figyeltük meg őket hulladékkezelési viselkedést végezni. A hulladékkupacon a tetemek mellett megfigyeltünk még táplálékdarabokat és bábbőröket is. A tetemek leginkább egyben voltak jelen, csak kis hányaduk fordult elő feldarabolva.

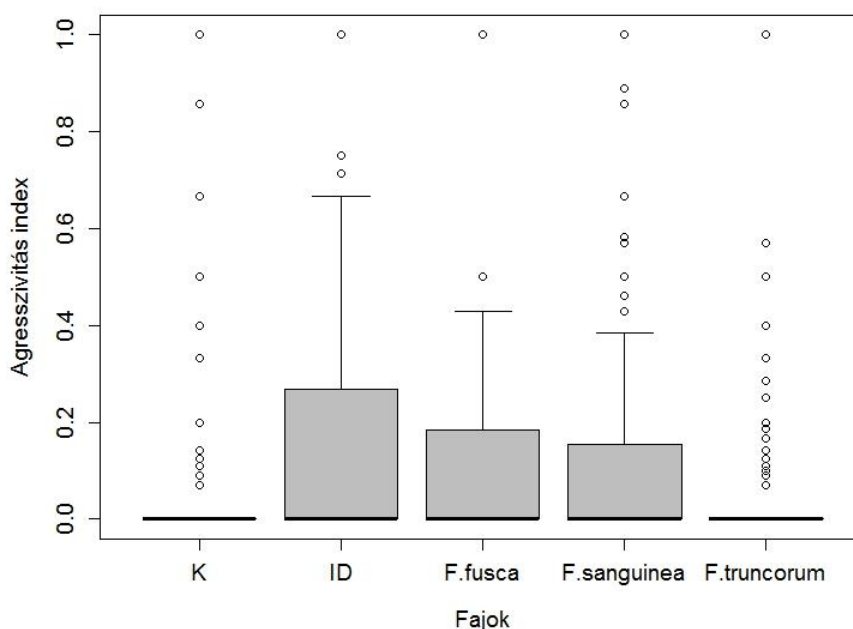


**14. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs és fajtárs, és *F. sanguinea* tetemek esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *P. rufescens*, ID – fajtárs *P. rufescens*.

#### 4.1.3. Tetem-felismerés és kezelés a *Formica polyctena* erdei vöröshangya fajnál

A *F. polyctena* esetében vizsgálatainkat (2013. május) öt kolónia esetében végeztük a fészektárs (kontroll), fajtárs, rabszolगतartó *F. sanguinea*, a territoriális rivális *F. truncorum*, valamint a szubmisszív *F. fusca* tetemek felhasználásával.

A különböző tetemek körül megjelenő egyedszámokat elemző legjobb átlagolt modellben mind a tetemek eredete (1), mind azok száma (0,79) is szerepelt ( $AICc = 2298,06$ ). A saját tetemekhez képest a fajtárs *F. polyctena* (GLMM  $z = -4,14$ ;  $N = 469$ ;  $P < 0,01$ ) és *F. fusca* ( $z = -2,97$ ;  $P = 0,02$ ) tetemek körül szignifikánsan kevesebb egyed jelent meg. A *F. sanguinea* ( $z = 6,42$ ;  $P < 0,001$ ) és *F. truncorum* ( $z = 7,14$ ;  $P < 0,001$ ) tetemeket szignifikánsan több dolgozó vette körül, mint a fajtárs *F. polyctena* tetemeket. Hasonlóan a *F. fusca* tetemeknél is nagyobb aktivitást idéztek elő e két utóbbi faj tetemei ( $z < 5,19$ ;  $P < 0,001$ ). A tetemszámnak szignifikáns negatív hatása volt ( $z = -2,19$ ;  $P = 0,02$ ). A többi összevetés esetében nem találtunk szignifikáns különbségeket.



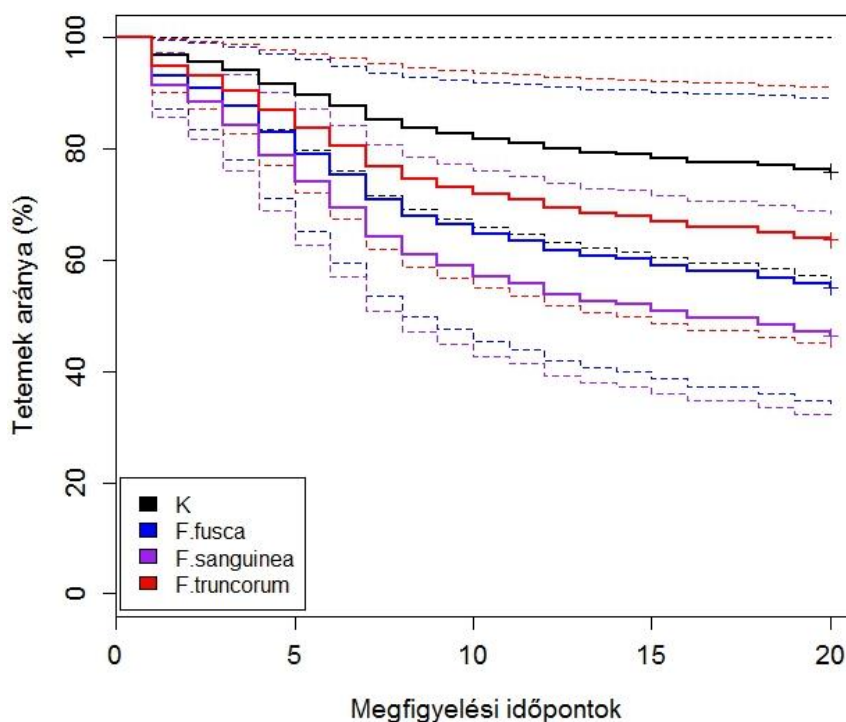
**15. ábra.** A különböző fajú tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. polyctena*, ID – fajtárs *F. polyctena*.

Az agresszivitási indexeket elemző legjobb átlagolt modellünkbe bekerült a tetemek eredete (1) mellett az egyedszám (0,79) is ( $AICc = 723,67$ ). A fészektárs tetemekhez viszonyítva a *F. sanguinea* tetemei szignifikánsan több agresszív reakciót váltottak ki (GLMM  $z = 3,36$ ;  $N = 469$ ;  $P < 0,001$ ), míg a fajtárs *F. polyctena* tetemek által kiváltott reakciók száma csak marginálisan szignifikánsan tért el ( $z = 2,59$ ;  $P = 0,06$ ) (15. ábra). A *F. truncorum* tetemek kevesebb agresszív viselkedést váltottak ki, mint a fajtárs *F. polyctena* ( $z = 2,84$ ;  $P = 0,03$ ) és a *F. sanguinea* ( $z = 3,36$ ;  $P < 0,01$ ) tetemek (15. ábra). A

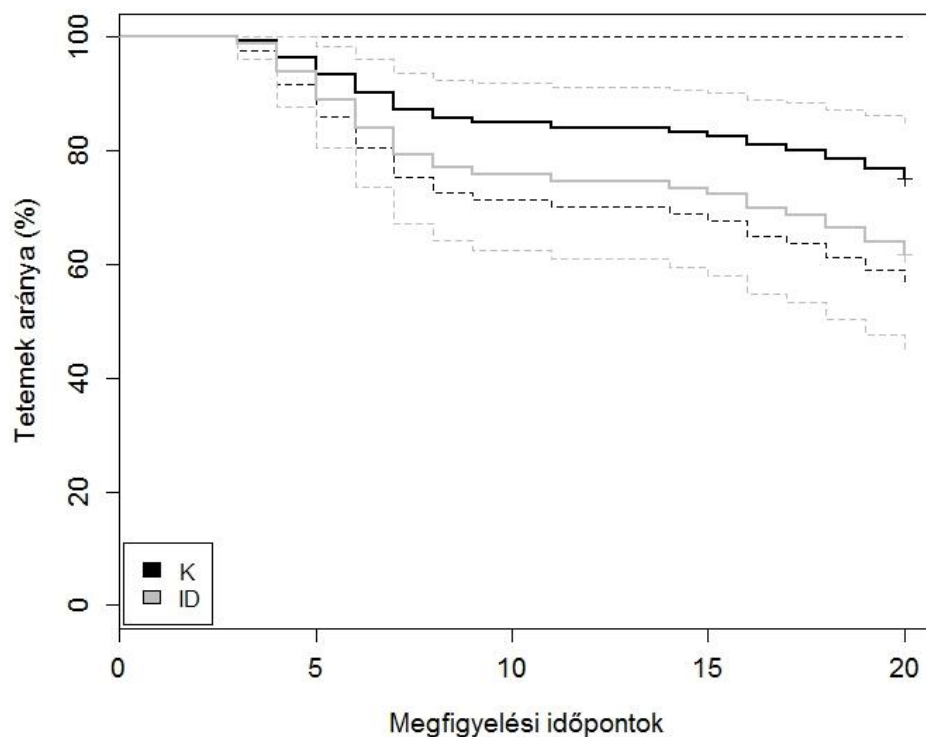
többi összevetéshez hasonlóan az egyedszámok esetében sem találtunk szignifikáns ( $z = 0,143$ ;  $NS$ ) különbséget (15. ábra).

### Tetemek elszállítási rátája

A *F. fusca* (GLMM  $z = 2,88$ ;  $N = 251$ ;  $P = 0,03$ ) és *F. sanguinea* ( $z = 3,46$ ;  $P < 0,01$ ) tetemeiket nagyobb arányban szállították el a lapokról a vizsgálat ideje alatt, mint a fészektárs tetemeiket. A többi tetem elszállításának mértékében nem volt szignifikáns különbség. Az elszállítási dinamikában csak a fajtárs *F. polycтена* és a *F. sanguinea* között találtunk marginálisan szignifikáns különbséget (Cox  $coeff = 0,54$ ;  $z = 2,74$ ;  $N = 251$ ;  $P = 0,06$ ) (16. ábra). A többi faj tetemei esetében az elszállítási dinamika nem mutatott szignifikáns különbséget (16. és 17. ábra). A tetemeiket a vizsgálat ideje alatt és után is csápjaikkal hosszan tapogatták és harapták még a lapon, majd nagyrészüket a fészekbe cipelték.



**16. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján a fészektárs *F. polycтена* és a vele együtt előforduló *Formica* fajok esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. polycтена*, ID – fajtárs *F. polycтена*.



**17. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becült függvények alapján a fészektárs és idegen *F. polycytena* tetemek esetében. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. polycytena*, ID – fajtárs *F. polycytena*.

## 4.2. Tetemek, mint táplálékforrás

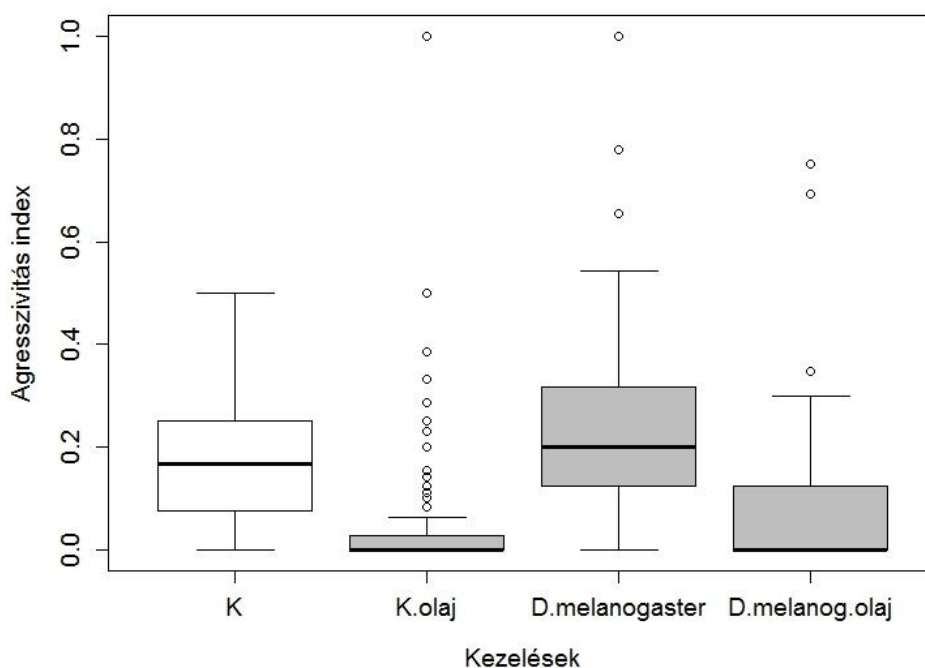
### 4.2.1. Táplálékforrás-diszkrimináció és a mesterséges tetemszag hatása

A „tetemszag” kialakulásáért is felelős olajsav hatását a tetemekkel szembeni viselkedésre egy potenciális táplálékfaj, a *D. melanogaster*, valamint fészektárs tetemek esetében is megvizsgáltuk 2013 júniusában. Megfigyeléseinket az előbbi kísérletek során is használt öt *F. polycytena* kolónián végeztük. A fagyasztással elpusztított tetemeket 20 perccel a megfigyelés előtt 90%-os olajsavba (Sigma-Aldrich) merítettük, majd ezt követően száradni hagytuk, valamint egy itatós pappírral a fölöslegben lévő olajsavat eltávolítottuk. Az olajsavval kezelt tetemek által kiváltott eltérő viselkedést mind a fészektárs, mind a táplálékul szolgáló *D. melanogaster* tetemek esetében is elvégeztük. Kontrollként kezeletlen fészektárs és *D. melanogaster* tetemeket használtunk.



A legjobb modellnek a kiindulási modell bizonyult ( $AICc = 1560,03$ ), így nem volt szükség modellátlagolásra. Az olajsavval kezelt tetemek körül szignifikánsan kevesebb egyed jelent meg, mint az összes többi esetben (GLMM  $z \geq 8,48$ ;  $N = 263$ ;  $P < 0,001$ ). A többi összehasonlítás esetében nem volt szignifikáns különbség. A tetemszámnak szignifikáns pozitív hatása volt a megjelenő egyedszámokra ( $z = 5,46$ ;  $P < 0,001$ ).

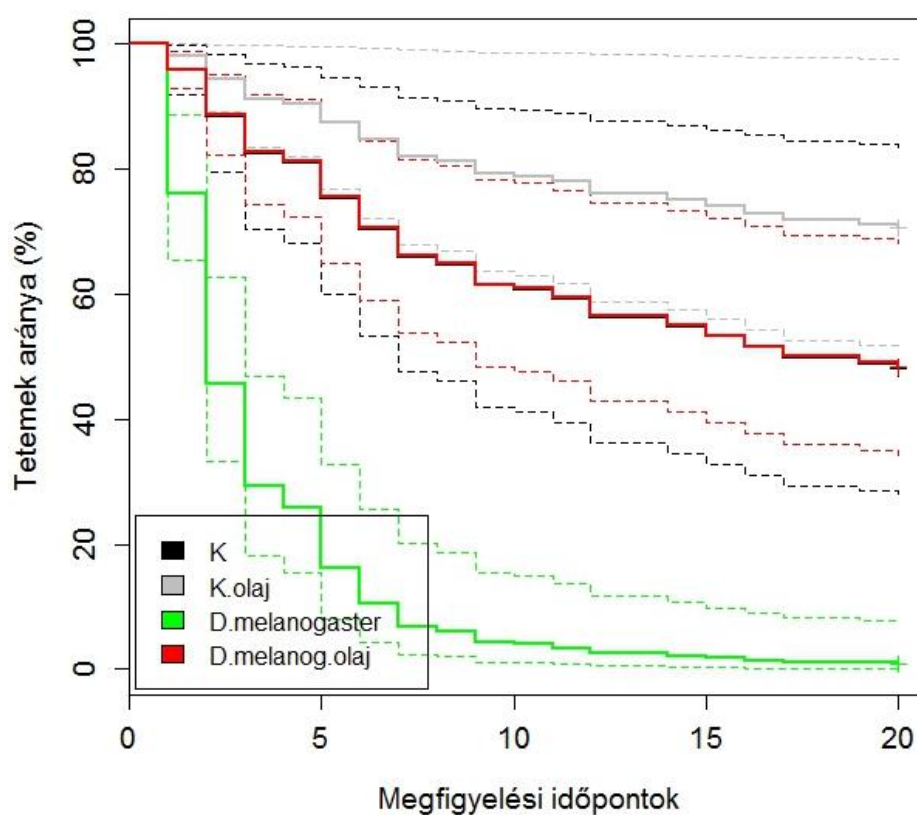
Az agresszív viselkedések elemzése esetében a kiindulási modellünk bizonyult a legjobb modellnek ( $AICc = 706,5$ ), így itt sem volt szükség modellátlagolásra. A negatív viselkedések száma a kezeletlen *D. melanogaster* tetemek esetében minden más tetemtípusnál szignifikánsan magasabb volt (GLMM  $z \geq 3,8$ ;  $N = 263$ ;  $P < 0,001$ ). A kontroll fészektárs tetemek több agresszív viselkedést váltottak ki, mint az olajsavval kezelt fészektárs ( $z = 5,04$ ;  $P < 0,001$ ) és *D. melanogaster* ( $z = 5,3$ ;  $P < 0,001$ ) tetemek. Az olajsavval kezelt fészektárs és *D. melanogaster* tetemek között nem volt szignifikáns különbség ( $z = 1,09$ ; *NS*) az agresszív viselkedéseket illetően (18. ábra). Az egyedszámnak szignifikáns hatása volt a kedvezőtlen viselkedések számára ( $z = 3,72$ ;  $P < 0,001$ ).



**18. ábra.** A különböző tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. polycytena*, K.olaj – olajsavval kezelt *F. polycytena*, D.melanog.olaj – olajsavval kezelt *D. melanogaster*.



A legnagyobb arányban az *D. melanogaster* tetemeiket szállították el (GLMM  $z \geq 3,2$ ;  $N = 171$ ;  $P < 0,01$ ) minden más tetemtípushoz képest. A fészektárs tetemekhez képest az olajsavval kezelt tetemek esetében kisebb volt az elszállítás mértéke ( $z = -2,7$ ;  $P < 0,05$ ), míg az olajsavval kezelt fészektárs tetemeiket kisebb arányban cipelték el, mint az olajsavval kezelt *D. melanogaster* tetemeiket ( $z = -2,41$ ;  $P < 0,05$ ). A többi összehasonlítás esetében nem volt szignifikáns különbség. A *D. melanogaster* tetemeiket szignifikánsan gyorsabban szállították el, mint bármelyik másik tetemtípust (Cox *coeff* = -1,86;  $z = -3,79$ ;  $P < 0,001$ ) (19. ábra). A többi esetben nem találtunk szignifikáns különbséget (19. ábra).



**19. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. polycтена*, K.olaj – olajsavval kezelt *F. polycтена*, D.melanog.olaj – olajsavval kezelt *D. melanogaster*.

### 4.2.2. Fészektárs tetemek fogyasztása a *F. polycтена* esetében

Vizsgálatunk céljaként a territoriális *F. polycтена*-t választottuk, ugyanis e faj esetében már volt pár terepi megfigyelés mely a kannibalizmus jelenlétére utal (pl.

De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979). Megfigyeléseinket az előbbi elemzések öt kolóniáján végeztük 2013 őszén.

A tetemeket a fagyasztóból kivéve egy egyedi színekombinációval láttuk el külön-külön a fejen, toron és a potrohon eltérő színű Art Deco lakkfilcek segítségével. Festés után lemértük a testsúlyukat egy Ohaus Explorer Pro EP 214 precíziós analitikai mérleggel (10000 g pontossággal). Az első vizsgálatot *C. vagus* (továbbiakban CVt) tetemekkel végeztük, melyet a fészektárs tetemekkel végzett kísérletek követtek. Annak érdekében, hogy megvizsgáljuk egy éhezési stressz által kiváltott esetleges változást a tetemfogyasztás mértékére, a fészektárs tetemekkel szembeni reakció vizsgálatát elvégeztük kontroll (továbbiakban KFt), azaz éheztetési periódus előtti, 7 napig nem etetett (továbbiakban NeFt), valamint éheztetés után egy hétig újra etetett (továbbiakban ÚeFt) kolóniák esetében is. Vizsgálatunkat megismételtük 7 napos „idős” (a fagyasztás után 7 napig szobahőmérsékleten tartott) fészektárs tetemekkel (továbbiakban IFt) normálisan etetett kolóniák esetében is. A levegőn való száradás során történő súlyvesztés ellenőrzésére (kísérleti tetemekhez hasonló előkészítésen átesett tetemeket) minden kísérlet ideje alatt mindegyik kolóniából pár tetemet (legalább 2–5) kontroll körülmények között tartottunk.

Az egy órás megfigyelési idő lejártá után, még 3 órán keresztül (15 percenkénti ismétléssel) figyeltük a tetemek „mozgását” az arénában, lejegyezve elhelyezésük helyét (fészek vagy temető). Minden vizsgálat után négy napon (a megfigyelés idejében) keresztül ellenőriztük az arénába kihozott tetemeket és tetem darabokat, majd mikroszkóp alatti beazonosításuk után lemértük a testsúlyukat az analitikai mérleggel. Mindegyik alkalommal lemértük a külön helyezett kontroll tetemeket is a súlyvesztés mértékének az összehasonlítására. A fentiekén túl, minden kísérlet előtt teljesen eltávolítottuk a temetőket.

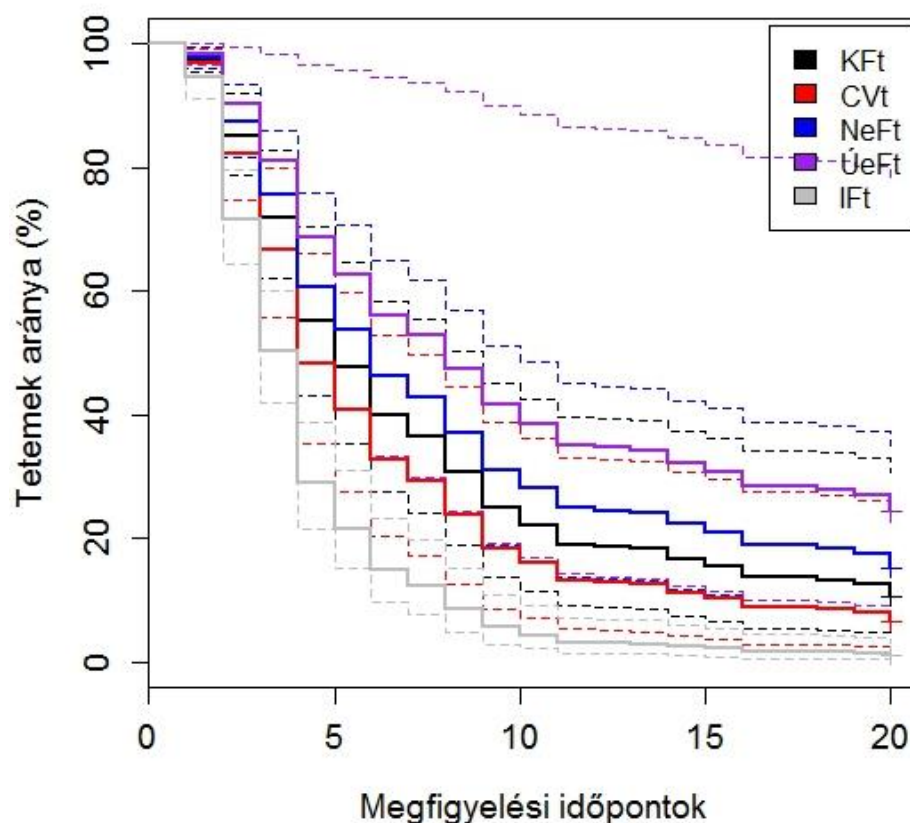
A tetemek temetőbe vagy a fészekbe szállítását a kísérlet lejártá után egy és három órával is elemeztük GLMM-ek (binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés) segítségével. Modelljeinken a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó, a kolóniák, mint random változó szerepeltek. A fészekbe cipelési ráta elemzéséhez hasonlóan, a tetemeknek a fészekből az arénába való kicipelésének rátáját ugyancsak Cox regresszió segítségével elemeztük. A modellünkben a tetemek eredete, mint magyarázó változó, míg a kolóniák, mint csoportosító változó (cluster) szerepeltek. Ha egy tetemet különböző napokon, darabokban szállítottak ki, akkor az első darab megjelenésével számoltunk. GLMM (binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés) segítségével vizsgáltuk a tetemek eredetének hatását a dolgozóknak azon döntésére, hogy a tetemeket kihozzák-e az arénába, vagy sem. Modellünkben a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó,

a kolóniák, mint random változó szerepeltek. Hasonló, de külön modellben vizsgáltuk a tetem eredetét arra, hogy a tetemekeket egyben, vagy darabokra szedve hozták ki az arénába. Modellünkben a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó, a kolóniák, mint random változó szerepeltek. Annak megállapítására, hogy a kolóniába cipelt tetemet elfogyasztották-e vagy sem, a kezdeti tömegükből kivontuk a kihozatal utána tömegüket. Ha ez kétszerese (így biztosak lehetünk abban, hogy a tetemek tömege nem csak a szárazódás révén csökkent) volt a kontroll tetemek átlagolt tömegvesztésének, akkor a tetemet elfogyasztottnak tekintettük. A tetemek elfogyasztását mikroszkóp alatt is azonosítottuk, azáltal, hogy a felületén rágásnyomokat, valamint lyukat figyeltünk meg. Az így kapott eredményeket kevert lineáris modellel (binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés) vizsgáltuk, megnézve, hogy a tetemek eredetének van-e hatása arra, hogy a tetemet elfogyasztották-e, vagy sem. Modellünkben a tetemek eredete, mint faktorosított magyarázó változó, a kolóniák, mint random változó szerepeltek.

#### Tetemek fészekbe cipelésének dinamikája

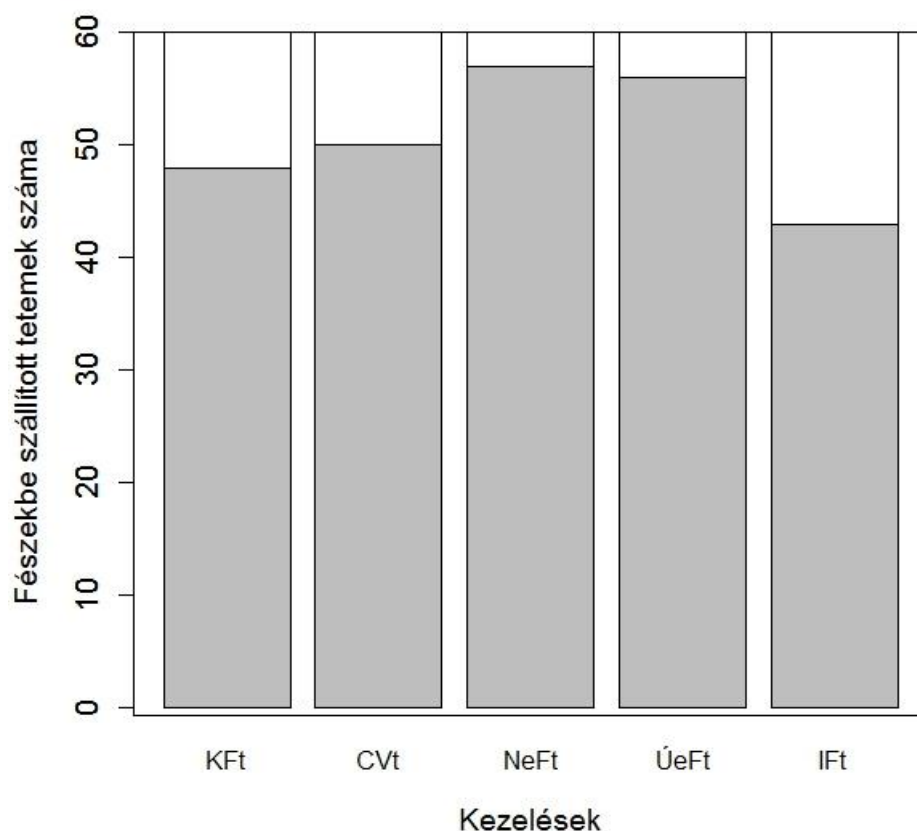
A tetemek körül megjelenő egyedszámokat vizsgáló legjobb modellnek a kiindulási modell bizonyult, így nem volt szükségünk modellátlagolásra ( $AICc = 1637,64$ ). A legkisebb egyedszámú dolgozó az ÚeFt esetében jelent meg, mely szignifikánsan kisebbnek bizonyult az IFt körül megjelenő dolgozószámánál (GLMM  $z = -5,64$ ;  $N = 348$ ;  $P < 0,001$ ). A KFt kisebb aktivitást idéztek elő, mint az NeFt ( $z = 2,59$ ;  $P < 0,05$ ), és nagyobb, mint az ÚeFt esetében megfigyeltek ( $z = -6,1$ ;  $N = 348$ ;  $P < 0,001$ ). Szignifikánsan kisebb aktivitást tapasztaltunk a CVt esetében, mint a NeFt ( $z = -3,78$ ;  $P < 0,001$ ), de nagyobb, mint az ÚeFt körül ( $z = -4,7$ ;  $P < 0,001$ ). A legnagyobb eltérést az NeFt és az ÚeFt között ( $z = -8,873$ ;  $P < 0,001$ ) tapasztaltunk.

A tetemek nagy részét elszállították a kísérletek ideje alatt, így: 90 %-át a CVt és a KFt, valamint 88.33%-át és 80%-át az NeFt és az ÚeFt esetében. Az IFt 100%-át elcipelték, mely szignifikánsan gyorsabbnak bizonyult a KFt (Cox coeff = 0,73;  $z = 2,97$ ;  $N = 300$ ;  $P < 0,05$ ) és az NeFt (coeff = 0,91;  $z = 4,88$ ;  $P < 0,001$ ) elszállításánál (20. ábra). A többi esetben nem találtunk szignifikáns különbséget.



**20. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becült függvények alapján. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. CVt – *C. vagus* idegen tetemek, KFt – kontroll fészektárs tetemek, NeFt – nem etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, ÚeFt – újra etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, IFt – normálisan etetett kolóniáknak adott „idős” fészektárs tetemek.

A kísérletek alatt elszállított tetemekeket vizsgálva azt találtuk, hogy az ÚeFt-et szignifikánsan kisebb mértékben cipelték el, mint az NeFt-et (GLMM  $z = 3,79$ ;  $N = 300$ ;  $P = 0,001$ ), KFt ( $z = 3,23$ ;  $P = 0,01$ ) és CVt ( $z = 3,23$ ;  $P = 0,01$ ). Az IFt-et leszámítva, a többi tetemtípust nagyrészt a fészekbe szállították. Egy órával a kísérlet lejárta után a CVt 81,67%-t, a KFt 80%-t, az NeFt 86,67%-t, az ÚeFt 75%-t, és az IFt 53,33%-t szállították a fészekbe ( $N_{\text{bevitt}}=226$ ,  $N_{\text{arénában hagyott}}=74$ ) (21. ábra). Három órával a vizsgálat lejárta után egyre több tetem került a fészekbe: 83,33% a CVt, 80% az KFt, 95% az NeFt, 93,33% az ÚeFt és 71,67% az IFt ( $N_{\text{bevitt}}=254$ ,  $N_{\text{arénában hagyott}}=46$ ) esetében. Nem találtunk szignifikáns különbséget csak az IFt és a többi tetemtípus között ( $z > -3,1$ ;  $P < 0,05$ ). A vizsgálat utáni harmadik órára csak az IFt, valamint az NeFt ( $z = -3,58$ ;  $P < 0,01$ ) és ÚeFt ( $z = -3,4$ ;  $P < 0,01$ ) közötti különbség maradt szignifikáns.

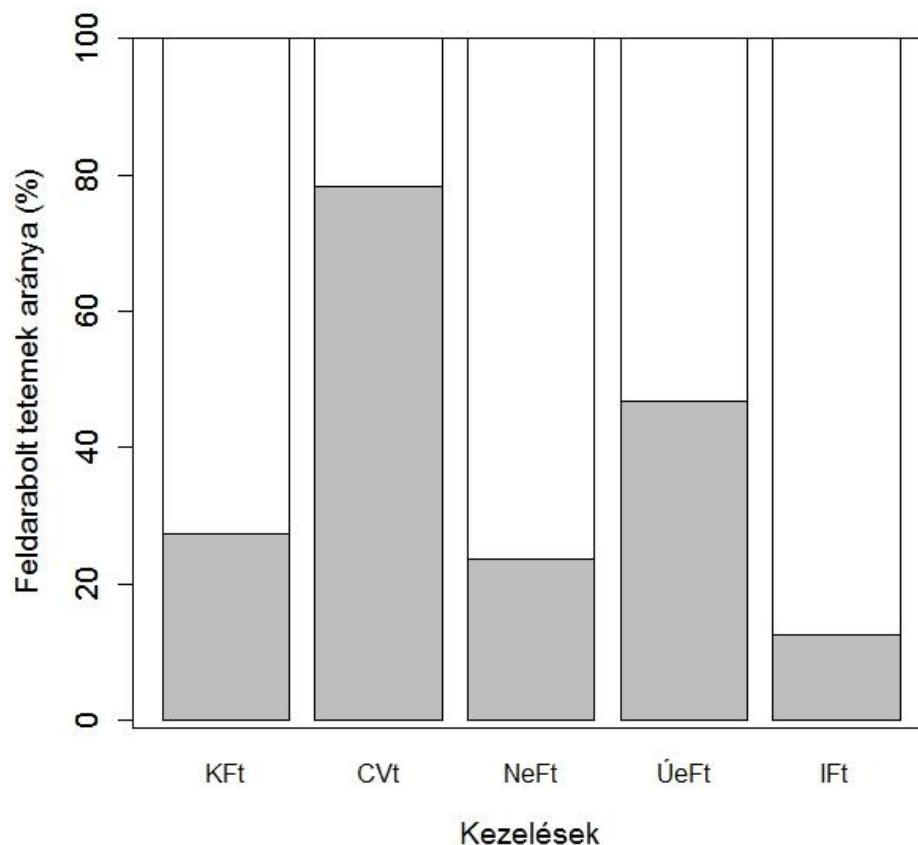


**21. ábra.** Az elszállított tetemek aránya. Szürke – fészekbe szállított tetemek; Fehér – elfele szállított tetemek. CVt – *C. vagus* idegen tetemek, KFt – kontroll kolóniáknak adott fészek társ tetemek, NeFt – nem etetett kolóniáknak adott fészek társ tetemek, ÚeFt – újra etetett kolóniáknak adott fészek társ tetemek, IFt – normálisan etetett kolóniáknak adott „idős” fészek társ tetemek.

#### Tetemek fészekből való kihozatalának dinamikája

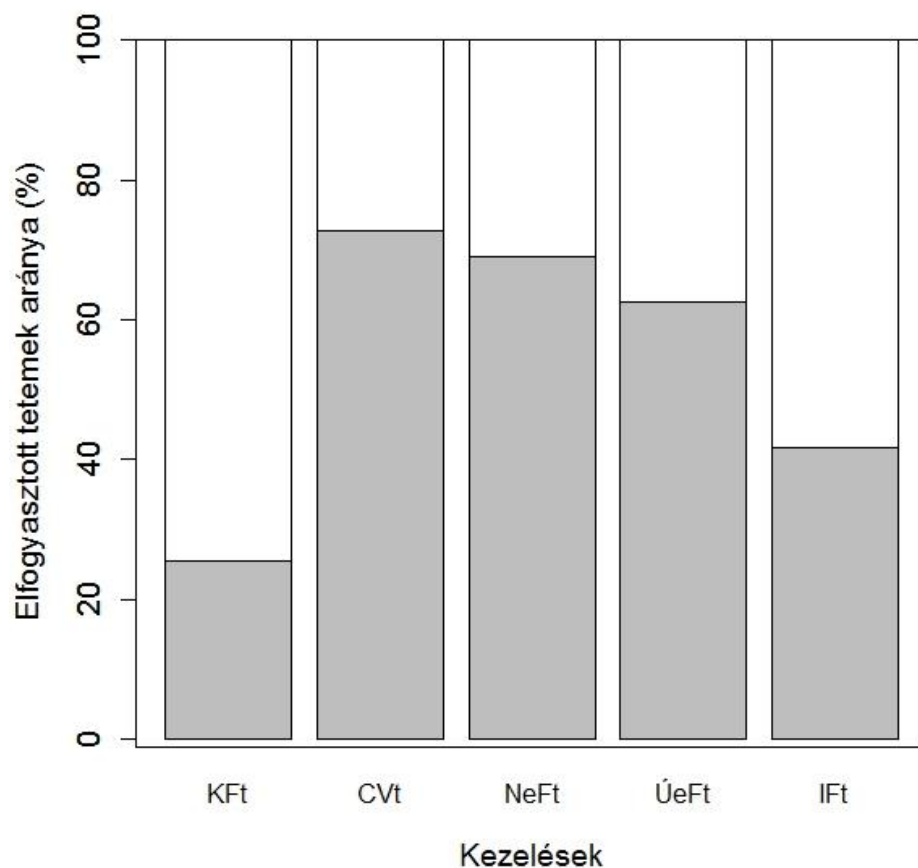
A tetemek nagy részét a kísérlet utáni ötödik napon hozták ki. Cox regresszióval vizsgáltuk, hogy a tetemek eredete/kolónia állapota hogyan befolyásolta a tetemek arénába cipelését, de csak egy marginálisan szignifikáns különbség maradt a korrekció után: KFt-et gyorsabban szállították ki, mint a CVt-et (Cox coeff = 0,7;  $z = 3,15$ ;  $N = 300$ ;  $P = 0,059$ ).

Összesen a CVt 85%-a, a KFt 91,67%-a, a NeFt 91,67%-a, az ÚeFt 78,33%-a, és az IFt 80%-a került ki az arénába ( $N=256$ ). Az arénába szállított tetemek számát vizsgálva, egyik kísérleti elrendezés összehasonlítása esetében sem találtunk szignifikáns különbséget (GLMM  $-2,06 < z < 1,16$ ;  $N = 300$ ;  $P = \text{NS}$ ). A kihozott tetemek esetében, a feldarabolás mértékét vizsgálva azt találtuk, hogy a CVt szignifikánsan nagyobb arányban voltak darabokra szedve, mint a KFt (GLMM  $z = -5,49$ ;  $N = 256$ ;  $P < 0,001$ ), az NeFt ( $z = -5,67$ ;  $P < 0,001$ ), az ÚeFt ( $z = -3,66$ ;  $P = 0,001$ ), valamint az IFt ( $z = -6,1$ ;  $P < 0,001$ ) (22. ábra). Emellett még szignifikáns különbséget találtunk az IFt és az ÚeFt között, ahol ez utóbbi tetemek voltak kevésbé feldarabolva ( $z = -3,35$ ;  $P < 0,01$ ).



**22. ábra.** A feldarabolt tetemek aránya. CVt – *C. vagus* idegen tetemek, Kft – kontroll kolóniáknak adott fészektárs tetemek, NeFt – nem etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, ÚeFt – újra etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, IFt – normálisan etetett kolóniáknak adott „idős” fészektárs tetemek.

Az arénába cipelt CVt-et 72,73%-ban fogyasztották el a *F. polycтена* dolgozók, mely szignifikánsan különbözött a Kft-től (25,58%) (GLMM  $z = -2,9$ ;  $N = 156$ ;  $P = 0,02$ ) (23. ábra). A fészektárs tetemek esetében nem meglepő módon a legnagyobb mértékű tetemfogyasztást az NeFt (69.05%) esetben figyeltünk meg, mely szignifikánsan nagyobb volt a Kft (GLMM  $z = -4,07$ ,  $P < 0,001$ ) esetében megfigyeltnél, és marginális szignifikáns különbséget mutatott az IFt-hez (41,67%) képest ( $z = -2,55$ ;  $P = 0,07$ ). Az ÚeFt-et (62,5%) is nagyobb mértékben fogyasztották el, mint a Kft-et ( $z = 3,34$ ;  $P < 0,01$ ) (23. ábra).



**23. ábra.** Az elfogyasztott tetemek aránya. CVt – *C. vagus* idegen tetemek, KFt – kontroll kolóniáknak adott fészektárs tetemek, NeFt – nem etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, ÚeFt – újra etetett kolóniáknak adott fészektárs tetemek, IFt – normálisan etetett kolóniáknak adott „idős” fészektárs tetemek.

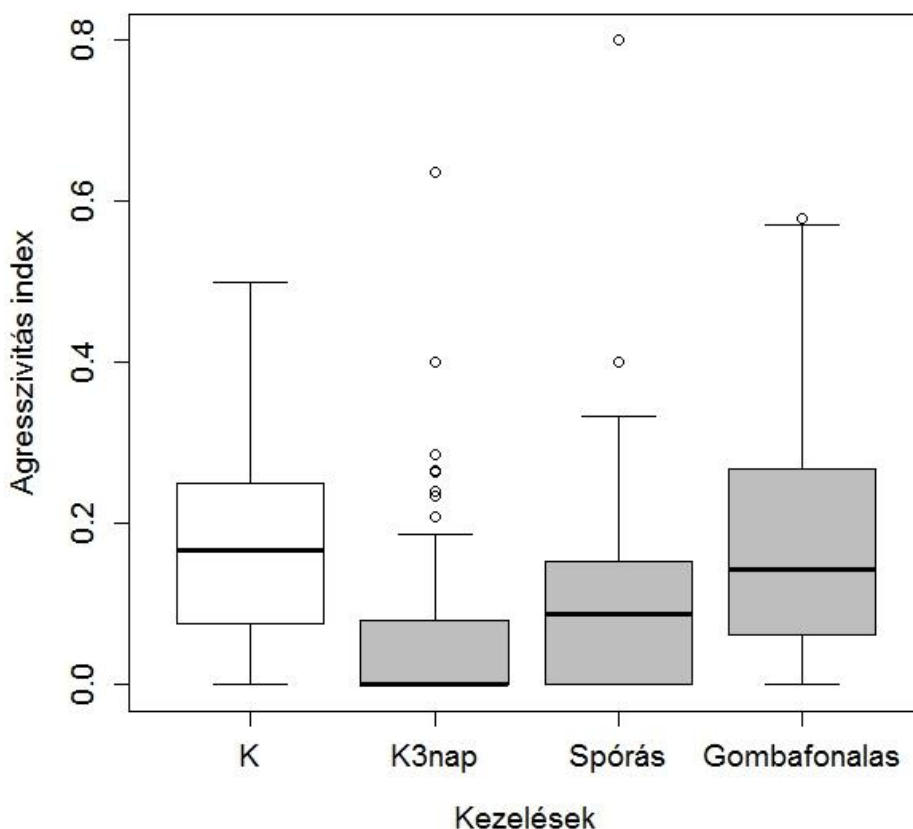
#### 4.3. Tetemek, mint potenciális fertőzésforrások felismerése és kezelése

Vizsgálatainkhoz a nagy kolóniamérettel rendelkező territoriális *F. polycytena*-t választottuk. A *B. bassiana* spóráival és hifaival fertőzött tetemek felismerését, és az általuk kiváltott viselkedésbeli reakciókat az előző vizsgálatok során is használt *F. polycytena* kolóniák esetében vizsgáltuk 2013 júniusában. A fagyasztással megölt egyedeket másfél órával a hűtőből való kivételük után  $10^8$  spóra szuszpenzióban fürdettük pár másodpercig, majd további 15 percig száradni hagytuk (lásd Pereira és Stimac 1992; Chouvinc és mtsai. 2008; Bos és mtsai. 2012). Minden kolóniából 20-20 tetemet kezeltünk spórákkal: 10-10 tetemet a spórás kísérletben használtunk fel (továbbiakban spórás tetemek), míg a másik 10-10 tetemet nedves vattával bélelt lefedett üvegcékben tartottuk 3 napig, mely idő elegendőnek bizonyult a gombatermőtestek megjelenésére (továbbiakban gombafonális tetemek). Kontrollként megfigyeléseinket elvégeztük 20-20 fagyasztással megölt (előző kísérletekhez hasonlóan előkészített) kezeletlen tetemmel is, az előbbiektől eltérő napokon.

10-10 fertőzésmentes tetemet 3 napig szobahőmérsékleten tartottunk (3 napos kontroll tetemek), és utána használtuk fel kísérletünk során.

#### Dolgozók száma és viselkedése

A legjobb modellnek a kiindulási modell bizonyult ( $AICc = 1459,41$ ), így nem volt szükség modellátlagolásra. A spórás tetemek körül szignifikánsan kevesebb (GLMM  $z \geq -8,2$ ;  $N = 234$ ;  $P < 0,001$ ), míg a gombafonalas tetemek körül szignifikánsan több egyed ( $z \geq 4,16$ ;  $P < 0,001$ ) jelent meg, mint a két kontroll tetemtípus esetében. E két utóbbi között nem volt szignifikáns a különbség ( $z = 1,09$ ;  $NS$ ). A tetemek száma szignifikáns pozitív hatással volt a megjelenő egyedek számára ( $z = 4,3$ ;  $P < 0,001$ ).

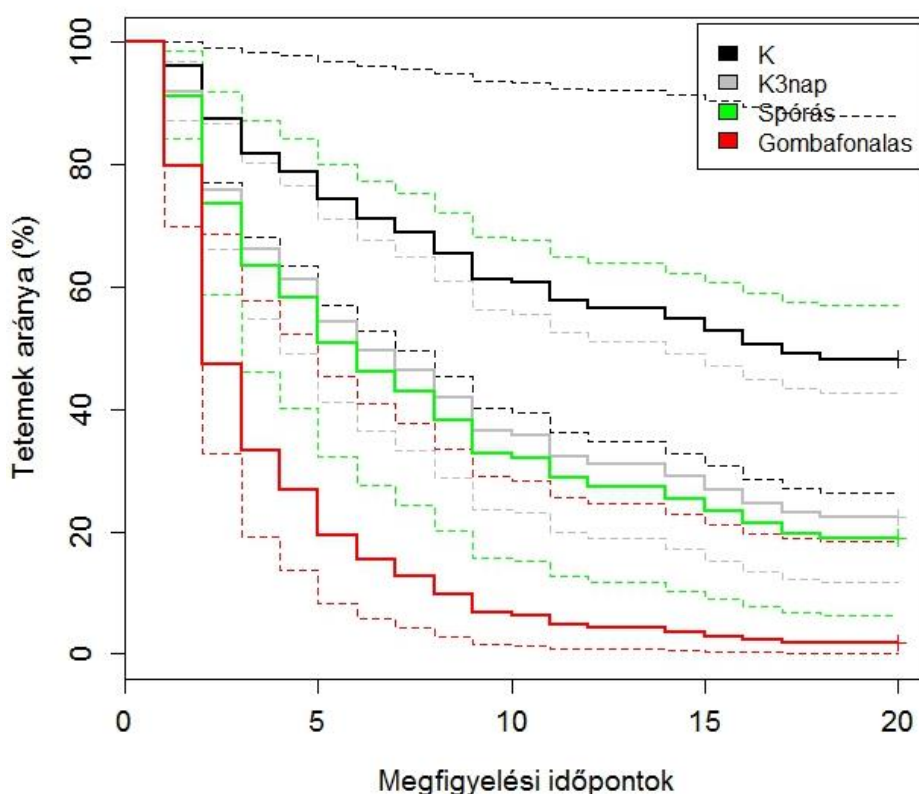


**24. ábra.** A különböző tetemek esetében megfigyelt agresszivitás indexek (mediánok, kvartilisek, tartomány). K – kontroll fészektárs *F. polycтена*, K. három nap – három napos kontroll fészektárs *F. polycтена*, Spórás – spórás fészektárs *F. polycтена*, Gombafonalas – gombafonalakat tartalmazó *F. polycтена*.

Az agresszív viselkedések számának elemzése esetében a kiindulási modellünk bizonyult a legjobbnak ( $AICc = 649,4$ ), így nem volt szükség modellátlagolásra. A gombafonalas tetemek szignifikánsan több agresszív viselkedést váltottak ki, mint a



kétfajta kontroll ( $z \geq 9.62$ ;  $P < 0,001$ ) tetemtípus. A spórás és a kontroll tetemek közötti különbség nem volt szignifikáns ( $z = -2,06$ ;  $NS$ ), azonban a három napos kontroll tetemekhez képest közel szignifikáns különbséget találtunk ( $z = -2,35$   $P = 0,07$ ) (24. ábra). A három napos kontroll tetemek (GLMM  $z = -5,44$ ;  $N = 234$ ;  $P < 0,001$ ) szignifikánsan kevesebb agresszív viselkedést váltottak ki, mint a kontroll tetemek. Az egyedszámnak szignifikáns hatása volt a kedvezőtlen reakciók számára ( $z = 4,37$ ;  $P < 0,001$ ) (24. ábra).



**25. ábra.** A tetemek elszállításának időbeli dinamikája a Cox regressziós becsült függvények alapján. A szaggatott vonalak a megfelelő függvények 95%-os konfidencia határait jelölik. K – kontroll fészektárs *F. polycтена*; K – kontroll fészektárs *F. polycтена*, K. három nap – három napos kontroll fészektárs *F. polycтена*, Spórás – spórás fészektárs *F. polycтена*, Gombafonolas – gombafonalakat tartalmazó *F. polycтена*.

#### Tetemek elszállítási rátája

A spórás tetemeket (GLMM  $z = 2,86$ ;  $N = 170$ ;  $P < 0,05$ ) nagyobb arányban szállították el a kísérlet ideje alatt, mint a kontroll tetemeket. A többi esetben nem volt szignifikáns különbség. A tetemek elszállítási dinamizmusát vizsgálva, azt találtuk, hogy a gombafonolas tetemeket szignifikánsan gyorsabban elszállították, mint a kontroll (Cox  $coeff = 1,71$ ;  $z = 3,06$ ;  $p = 0,01$ ) és három napos kontroll tetemeket ( $coeff = 0,99$ ;  $z = 2,96$ ;  $P =$

0,01) (25. ábra). A többi tetemtípus elszállítási rátája között nem volt szignifikáns a különbség (25. ábra).

#### 4.4. Tetemkezelés és munkamegosztás

Egy polimorf dolgozókkal rendelkező faj, a *C. aethiops* esetében vizsgáltuk a kereső dolgozók hulladékkezelési viselkedését 2012 augusztusában. A kísérlet előtti héten az arénába kijáró dolgozókat egyedileg megjelöltük a fejükön, a torukon és potrohukon egy színes ponttal, valamint a fejük mérete alapján három kasztba soroltuk őket: minor (kis), medium (közepes), és major (nagy). A festéshez Art Deco lakkfilcet használtunk. Kísérleteinket öt *C. aethiops* kolónián végeztük, míg egy hatodik kolónia dolgozóinak egy részét idegen *C. aethiops* tetemként használtuk fel. A kísérleteinket elvégeztük még két rivális faj, a nagy testméretű dolgozókkal rendelkező *C. vagus*, illetve a kis testméretű *A. subterranea* tetemeivel is. A tetemek behelyezése után kolóniánként (1. alkalom) 5 percig figyeltük az arénában lévő festett dolgozók viselkedését, ugyanis a kezdeti időszakban a legintenzívebb a tetemek által kiváltott reakció, majd ezt követően a 2., 3., és a 4. alkalommal 2-2 percig végeztük megfigyelésinket, míg a további megfigyelések során 5 perces szünetekkel 1-1 percig, egészen a 3 órás kísérleti periódus lejártáig. A megfigyelések során a színkódjuk alapján lejegyeztük, hogy mely egyedek cipelnek tetemet, melyek eszik a tetemet, melyek tartózkodnak a hulladéktelepen, és melyek táplálkoznak/isznak. Az adatsorból kimaradtak azok a megfestett egyedek, amelyeket nem sikerült megfigyelnünk több megfigyelési időpont alkalmával egy vizsgálati napon, vagy legalább két kísérleti napon nem voltak aktívak.

Statisztikai vizsgálatainkhoz összesítettük a tetem- és hulladékkezelési (tetemet fogyaszt és cipel, temetőn tevékeny) viselkedéseket (továbbiakban HK) valamint az egyéb (táplálkozik, iszik) tevékenységeket (továbbiakban E). Az előbbi viselkedéskategóriákba tartozó viselkedések számát a különböző mérettartományokba tartozó dolgozók és a különböző eredetű tetemek függvényében vizsgáltuk két GLMM (binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés) segítségével. A legjobb modellt kézi modellszelekcióval (ANOVA függvény,  $\chi^2$  teszt) a legkisebb AIC érték alapján választottuk ki (lásd Crawley 2007). Az egyes dolgozók által a különböző tetemek esetében megfigyelt viselkedéseket páros Wilcoxon próbával hasonlítottuk össze. Ugyanezt a függvényt használtuk a dolgozók esetében megfigyelt, a két viselkedéskategóriába tartozó viselkedések számának összehasonlítására.

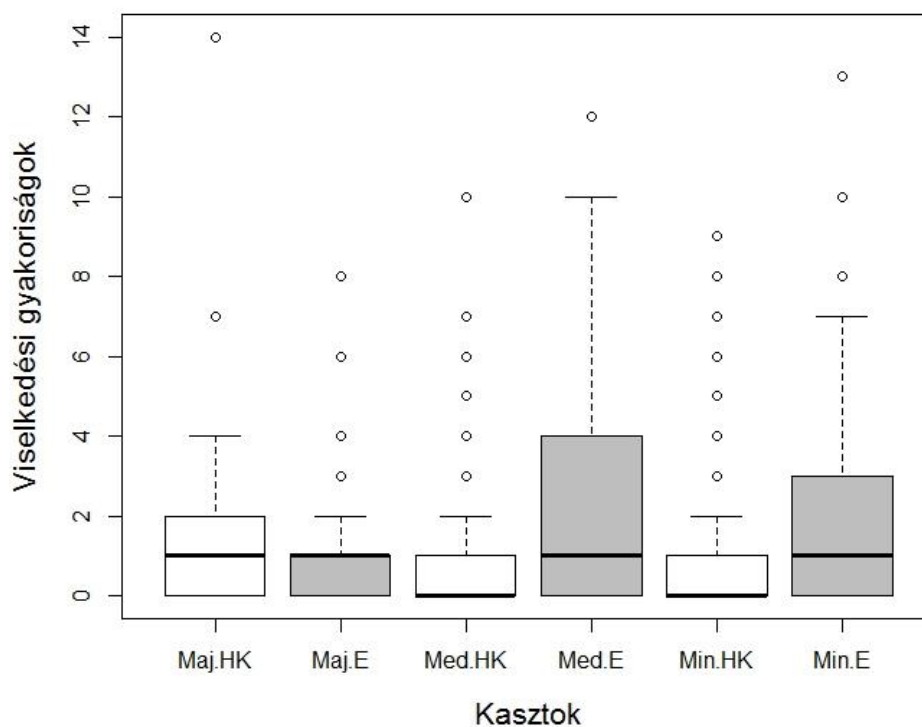
Összesen 95 dolgozót festettünk meg, melyből 21 (22,11%) a major, 31 (32,63%) a media és 43 (45,26%) a minor kaszthoz tartozott (3. táblázat). Vizsgálatunk során összesen 845 viselkedést jegyeztünk fel, melyből 17,99%-ot a nagy, 37,28%-ot a közepes, és 44,73% a kis dolgozók esetében. Átlagosan 4,05 HK és 3,19 E viselkedést figyeltünk meg a major, 3,52 HK és 6,65 E viselkedést a media, és 2,95 HK és 5,84 E viselkedést a minor dolgozók esetében (3. táblázat).

**3. táblázat.** A különböző tetemtípusok körül megfigyelt, különböző kasztokhoz tartozó egyedek és a viselkedések száma.

Tetemtípus	Kaszt		Cipelés	Tetemevés	Temető-rendezés	Össz	Táplálkozás	Ivás	Össz
<i>C. aethiops</i>	maj	Viselkedés	32	0	8	40	7	9	16
		Egyedszám	13	0	6	19	5	7	12
	med	Viselkedés	38	2	11	51	55	24	79
		Egyedszám	20	2	6	28	23	13	36
	min	Viselkedés	40	2	10	52	77	22	99
		Egyedszám	21	2	8	31	23	16	39
<i>C. vagus</i>	maj	Viselkedés	14	10	3	27	9	3	12
		Egyedszám	10	5	3	18	7	3	10
	med	Viselkedés	34	12	0	46	59	10	69
		Egyedszám	14	4	0	18	19	7	26
	min	Viselkedés	59	5	0	64	64	14	78
		Egyedszám	18	4	0	22	27	10	37
<i>A. subterranea</i>	maj	Viselkedés	14	0	6	20	43	7	50
		Egyedszám	11	0	5	16	12	6	18
	med	Viselkedés	10	2	10	22	56	10	66
		Egyedszám	7	2	5	14	16	7	23
	min	Viselkedés	9	0	5	14	61	15	76
		Egyedszám	9	0	3	12	18	11	29

A nagy dolgozók szignifikánsan kevesebb hulladékkezelési viselkedést hajtottak végre, mint a közepes (GLMM  $z = 2,45$ ;  $N = 285$ ;  $P < 0,05$ ) és minor dolgozók ( $z = 3,09$ ;  $P < 0,01$ ), míg e tekintetben nem volt különbség e két utóbbi kaszt között ( $z = 0,75$ ;  $NS$ ) (26. ábra). A különböző eredetű tetemek hatását vizsgálva, szignifikáns különbséget találtunk az *A. subterranea* és a két *Camponotus* faj tetemei között (*C. aethiops*  $z = 4,40$ ;  $N = 285$ ;  $P < 0,05$ ; *C. vagus*  $z = 4,30$ ;  $N = 285$ ;  $P = 0,01$ ), azonban e két utóbbi reakció nem különbözött szignifikánsan ( $z = -0,08$ ;  $NS$ ).

Az egyedek által végzett, a két különböző viselkedéskategóriába tartozó viselkedések számát összehasonlítva szignifikáns különbséget kaptunk (páros Wilcoxon  $V = 7425$ ,  $P < 0,001$ ). Az egyedeket kasztonként csoportosítva a különbség a közepes ( $V = 683$ ,  $P < 0,01$ ) és a kis ( $V = 1265,5$ ;  $P < 0,001$ ) dolgozói kaszt esetében is szignifikáns maradt, míg a nagy dolgozói kaszt esetében ( $V = 615,5$ ;  $NS$ ) eltűnt.



**26. ábra.** A különböző kasztok által elvégzett viselkedések kategóriánkénti gyakorisága. HK – hulladékkezelési viselkedések (tetemfogyasztás, tetemcipelés, temetőrendezés), E – egyéb viselkedések (táplálkozás, ivás).

## 5. Diskusszió

### 5.1. Rivális tetemek: jelek vagy jelentéktelen tárgyak

Azt feltételeznénk, hogy a tetemeket a hangyák hasonlóan kezelik, faji hovatarozástól függetlenül. Az élő egyedek esetében érvényes precíz saját fajtárs vs. idegen elkülönítés mellett, valószínűleg a tetemek esetében is érvényesül a pontos azonosítás (Diez és mtsai. 2013b), ugyanis a kereső dolgozók számára jelezhetik az ellenség közelségét/helyzetét, így lehetővé téve összetűzések elkerülését vagy azok negatív hatásainak csökkentését (Czechowski 1985; Farji Brener és Sasal 2003; Choe és Rust 2008; Franks és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2009; Renucci és mtsai. 2011). Ezen konfrontációk komolyan befolyásolhatják a kolóniák fitnessét és veszélyeztethetik akár a fennmaradásukat is, ezért feltételeztük, hogy a különböző fajok tetemei eltérő viselkedésbeli reakciókat válthatnak ki: a territoriális és rabszolgatartó fajok tetemeinek megjelenése agresszivitást és aktivitás gátlást (például Czechowski és mtsai. 2009; Diez és mtsai. 2013b), míg egyes tetemeket táplálékként is hasznosíthatnak (Czechowski 2008; Howard és Tschinkel 1976; Wilson és mtsai. 1958; Czechowski és mtsai. 2008), így azok megjelenése pozitív reakciót válthat ki a dolgozókból, míg más fajok tetemei akár semleges választ. Mint bizonyított, az elpusztult kolóniatagok fertőzésveszélyt is jelenthetnek (Graham 2007; Soeprono és Rust 2004; Choe és mtsai. 2008; Evans és mtsai. 2010; Wiltz és mtsai. 2010), melyből kifolyólag a tetemek elkerülést is előidézhethetnek (pl. Renucci és mtsai. 2011).

A különböző tetemekkel szembeni reakció variabilitása a fajok közötti változatos kapcsolatokhoz köthető, míg a dolgozók pontos tetem elkülönítése lehetővé tesz megfelelő kollektív válaszlépéseket, amelyek a tetemek által hordozott információval lehetnek összefüggésben. Szétszórva vagy felhalmozva, a fészek körüli tetemek kiválthatnak gyors, helyzetnek megfelelő válaszlépéseket, melyek akár evolúciósan is előnyösek lehetnek (Renucci és mtsai. 2011), ugyanis például egy rabszolgaszerző hadjáratot, egy közelben élő erősebb kompetítor kolóniáját, esetleg új táplálékforrás jelenlétét jelző szignál fontos lehet az egyednek, és végső soron a kolóniának is.

#### 5.1.1. *Formica cinerea* tetem-diszkriminációja

A terepi vizsgálatunk során egyértelműen sikerült kimutatnunk, hogy a *F. cinerea* különbséget tud tenni a vele együtt élő hangyafajok tetemei között. A kiváltott

viselkedésbeli reakciók változhatnak az adott faj általi veszélyeztetettség mértékétől függően, ugyanis az együtt előforduló *Formica* fajok ökológiai igényei nagymértékben átfedhetnek, mely egy többé-kevésbé intenzív kompetícióhoz vezethet (lásd Mabelis 1984; Hölldobler 1988; Vepsäläinen és Savolainen 1988; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Savolainen és mtsai. 1989).

Nem meglepő módon, a fészektárs tetemek általában nem váltottak ki agresszív reakciót, míg az idegen fajtárs *F. cinerea* tetemek agresszív reakciót idéztek elő, ami egyértelműen jelzi egy erős intraspecifikus kompetíció meglétét, mely már bizonyított ennél a fajnál (lásd pl. Markó és Czechowski 2012). Mindkét esetben pár perc tanácstalanság után, a dolgozók elkezdtek a fészekbe cipelni a tetemeket, feltehetően, hogy a fészken belüli temetőkre helyezték őket, mint azt már más *Formica* fajoknál (lásd Staeger 1926; Czechowski 1976) vagy a *Temnothorax lichtensteini* esetében (Renucci és mtsai. 2011) is megfigyelték. Ez előnyös lehet a *F. cinerea*-nak, ugyanis jól körülhatárolt felszíni temetők nélkül egyes rabszolgatartó fajok (pl. a *F. sanguinea*) nehezebben találják meg a potenciális rabszolga kolóniákat. Mint azt egyes természetknél is megfigyelték, az elpusztult fészektársak eltemetése lassítja a patogének megjelenését is (Chouvenc és mtsai. 2012). Ezen túlmenően egyes fajok a fészektárs tetemeket el is fogyaszthatják, mint táplálék (Renucci és mtsai. 2011; Chouvenc és mtsai. 2012). A fészektárs, és általában a fajtárs tetemek hiánya egyes fajok táplálékspektrumából azért feltételezhető, mert annak pusztulása egy fertőző betegség következménye lehet, melynek elkerülése kifizetődő lehet (Evans és mtsai. 2010; Renucci és mtsai. 2011; Chouvenc és mtsai. 2012).

A *F. cinerea* nagyon gyorsan és agresszíven reagált az élőhelyen csúcskompetítornak számító *F. polyctena* tetemeire. A territoriális faj magas tetemszáma egy közelgő támadást jelezhet (lásd Czechowski és mtsai. 2009), így egy erős és megfelelő reakció növelheti a *F. cinerea* kolónia túlélési esélyeit. A *Formica* s. str. alnembe tartozó territoriális vöröshangyák a legveszélyesebb kompetítorai a *F. cinerea*-nak a fával benőtt homokos élőhelyeken (lásd Czechowski és Markó 2005; Czechowski és mtsai. 2009), így nem meglepő a vizsgált kolóniáink reakciója a *F. polyctena* tetemek megjelenésére. Ismert, hogy a *Pogonomyrmex badius*, hogy elkerülje a *Solenopsis invicta* invázióját, elpusztítja a fészke körül megjelenő *Solenopsis invicta* dolgozókat és megszabadul a tetemektől (Wilson 1976). Feltételezhető, hogy hasonló célzata lehet a *F. polyctena* tetemek gyors eltávolításának is.

A rabszolgatartó *F. sanguinea* tetemek is erős és agresszív reakciót váltottak ki. Ez a faj rablóhadjáratai révén jelentősen lecsökkentheti egy *F. cinerea* kolónia méretét és

denzitását egy élőhelyen (Czechowski és Rotkiewicz 1997; W. Czechowski, személyes megfigyelés). Úgy tűnik, hogy a *F. sanguinea* potenciális rabszolga fajtái, beleértve a *F. cinerea*-t is, egy hasonló védekezési mechanizmussal rendelkeznek: amikor a *F. sanguinea* dolgozók megjelennek, megtámadják azokat majd megszabadulnak a tetemektől, gyorsan a fészükbe cipelve azokat (W. Czechowski, személyes megfigyelés). Hasonló reakciót figyeltek meg a *Temnothorax longispinosus* esetében a rabszolgatartó *Protomognathus americanus*-szal szemben, habár a megfigyelések során használt tetemek még élő egyedeket helyettesítettek, ugyanis a kísérletek előtt frissen voltak kivéve a mélyhűtőből, így nem telt el elegendő idő a tetemszag megjelenéséig (Pamminger és mtsai. 2011; Scharf és mtsai. 2011).

A fentiektől eltérő reakciókat váltottak ki a *F. fusca* tetemek. Az agresszív reakciók kis száma alacsony interspecifikus kompetícióra utalhat. A *F. fusca* egy opportunist és szubmisszív faj, mely csak a fészke védelme során mutat agresszivitást (Savolainen és Vepsäläinen 1988). Mivel a *F. fusca* nem jelent veszélyt a *F. cinerea*-ra nézve, feltételeztük, hogy a *F. cinerea* nem érdekelt ezen tetemek esetében a jelzésérték szempontjából, sem mint táplálékforrás nem hasznosíthatóak, így a legmegfelelőbb döntésnek azok fészektől való eltávolítása bizonyult.

A fenti eredményeinket támasztották alá laboratóriumi megfigyeléseink is, annak ellenére, hogy vizsgálati kolóniáink más élőhelyről származtak, és a főbb *Formica* csoportokat más-más fajokkal helyettesítettük. Hasonlóan intenzív reakciót váltottak ki a territoriális rivális *F. polyctena* helyett használt *F. pratensis* tetemek is, melyekkel szemben a dolgozók agresszíven viselkedtek, valamint nagyon gyorsan a fészekbe szállították őket, még jobban hangsúlyozva egy specifikus reakció meglétét a vöröshangyákkal szemben (lásd Wilson 1976; Carlin és Johnston 1984). Laboratóriumi vizsgálatunk során ugyancsak intenzív reakciót váltott ki a *F. sanguinea* rabszolgatartó faj, mely tudomásunk szerint nem fordul elő a kolóniáink élőhelyén. A kolóniát rablójáratai révén megtizedelő, és ezáltal annak fennmaradását veszélyeztető faj által kiváltott specifikus, agresszív, gyors reakció úgy tűnik genetikailag kódolt (lásd Wilson 1976; Carlin és Johnston 1984; Pamminger és mtsai. 2011; Scharf és mtsai. 2011).

A kísérleti *F. cinerea* kolóniáink a *F. sanguinea* rabszolgáját is el tudták különíteni, ugyanis a tetemei által kiváltott reakció jelentősen alulmaradt a kiváltott agresszivitást illetően a rabszolgatartó faj tetemeihez képest, azonban több ponton eltért a fajtárs rivális tetemei esetében tapasztaltaktól (lásd d'Ettore és Heinze 2001). A szubmisszív rivális *F. rufibarbis* tetemek, a *F. fusca*-hoz hasonlóan inkább neutrális reakciót váltottak ki, mely

leginkább annak tudható be, hogy a *F. rufibarbis* egy opportunist és szubmisszív faj lévén (Savolainen és Vepsäläinen 1988), nem „sok vizet zavar” a *F. cinerea* fészke körül. Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a *F. cinerea* esetében a főbb riválisokkal szembeni specifikus reakció, legalábbis annak főbb elemei, genetikailag kódoltak, ugyanis mindkét különböző élőhelyről származó vizsgálati kolóniáink esetében megfigyelhetőek voltak.

#### 5.1.2. Rabszolga és rabszolgatartó fajok tetemei szociálp parazita szemmel

A Formicinae alcsaládba tartozó európai rabszolgatartó fajok (*P. rufescens* és *F. sanguinea*) leggyakrabban a szárazabb réteken vagy erdőszéleken fordulnak elő, továbbá hasonló viselkedésűek és rabló hadjárataik kivitelezése is sok hasonlóságról árulkodik, így közöttük erős interspecifikus kompetíció feltételezhető (Czechowski 2007a). A hasonlóságok dacára a két európai rabszolgatartó faj között jelentős különbségek is megfigyelhetők (Mori és mtsai. 2001). Míg az egyik egy specializált parazita, melynek királynői „békéltető” és „propaganda” feromonnal hatástalanítják a rabszolga kolónia védekezését, addig a *F. sanguinea* esetében hasonló specializált feromonok léte nem bizonyított. A *F. sanguinea* életképes a rabszolga faj jelenléte hiányában is, ugyanakkor, a *P. rufescens*-szel ellentétben, királynői nem csak szociálp parazita stratégiát alkalmazva képesek egy új kolónia megalapítására. A rablóhadjárataik célja sem csupán a rabszolga-, hanem a táplálékszerzés is (Mori és mtsai. 2001).

#### **A *F. sanguinea* reakciói különböző eredetű tetemek jelenlétére**

Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy mind a fakultatív, mind az obligát rabszolgatartó fajok, annak ellenére, hogy esetenként a CHC-profiljaik nagyon hasonlóak is lehetnek (lásd d'Ettore és Heinze 2001; Brandt és mtsai. 2005), különbséget tudnak tenni a különböző eredetű tetemek között, így ezek fontos információ hordozóként szolgálhatnak. A *F. sanguinea* esetében mind a rabszolga, mind a rabszolgatartó fészektárs tetemek intenzív reakciót váltottak ki. A rabszolga fajok tetemeivel szembeni reakció a rabszolga faj fontosságát sugallja egy fakultatív rabszolgatartó faj számára. Ezt alátámasztja az a tény is, hogy ritkán lehet megfigyelni egy rabszolgamentes fakultatív rabszolgatartó kolóniát, annak ellenére, hogy a dolgozók képesek minden feladat elvégzésére (pl. Marikovsky 1963; Mori és mtsai. 2000; Czechowski és mtsai. 2012). Érdekes módon, alacsonyabb rabszolga egyedszám jelent meg a fészektárs rabszolga dolgozók tetemei körül, mint a legtöbb tetemtípus esetében, arra utalva, hogy egy direkt veszély esetében, szubmisszív fajként a



fészekbe menekül, vagy amint Marikovsky (1963) is megfigyelte, hogy ha nagyon alacsony a dolgozószám, a *F. sanguinea* védelmezi a rabszolga dolgozókat azok fészekben tartásával.

Mind az idegen fajtárs (idegen *F. sanguinea*), mind a rivális rabszolgatartó (*P. rufescens*) faj tetemei egy gyorsabb és kedvezőtlenebb reakciót váltottak ki. A fajtárs *F. sanguinea* tetemek által kiváltott reakció egy erős fajon belüli kompetíciót feltételez, amit más terepi megfigyelések is alátámasztanak (Czechowski 2007a; Mori és mtsai. 2001; 2006), akár egyes rokon fajok esetében is (Bono és mtsai. 2006). Ezt az elkülönítést alátámasztják a *Temnothorax longispinosus*-on (a *Protomognathus americanus* rabszolgatartó faj gazdafaja) végzett megfigyelések is, melyek szerint e faj el tudja különíteni a parazita faj tetemeit egy idegen fajtárs tetemeitől, sokkal agresszívebben reagálva az előbbiekre (Pamminger és mtsai. 2011; Scharf és mtsai. 2011). A *P. rufescens* tetemekkel szembeni reakció erős fajok közötti kompetíciót feltételez, ugyanis ez a faj jelentősen csökkentheti a *F. sanguinea* kolónia méretét vagy az élőhelyükön élő potenciális rabszolga populáció denzitását és kolóniáik elérhetőségét (Czechowski 2007a; Mori és mtsai. 2001). Direkt rabló-hadjáratokat is megfigyeltek *F. sanguinea* kolóniák ellen (Mori és mtsai. 2001), így egy nagyobb számú *P. rufescens* tetem megjelenése egy támadásra utalhat. Más fajokhoz hasonlóan, úgy tűnik a *F. sanguinea* esetében is megfigyelhető egy specifikus védekezési reakció: amikor megjelennek a *P. rufescens* kereső dolgozók, megtámadják őket és gyorsan a fészekbe cipelve megszabadulnak tőlük (Wilson 1976; Carlin és Johnston 1984). Ez a specifikus reakció a természetben a potenciális rabszolga kolóniákért folyó interspecifikus kompetíciónak lehet az eredménye (Czechowski 2007a; Mori és mtsai. 2001; Bono és mtsai. 2006). Hasonlót figyeltek meg az amerikai *Polyergus breviceps* populációi és a fakultatív rabszolgatartók (*Formica puberula*, *Formica gynocrates*) populációi esetében is (Bono és mtsai. 2006). Ezen túlmenően, a rivális rabszolga tetemek nagyobb számú megjelenése egy rivális rabszolgatartó kolónia közelségére utalhatnak, mely jelentősen csökkentheti a *F. sanguinea* kolónia fitnessét és túlélését (pl. Czechowski 2007a; Mori és mtsai. 2001; Bono és mtsai. 2006), így egy megfelelő válaszlépés a kolónia fennmaradását eredményezheti. Ezt eredményeink is alátámasztják, ugyanis különbséget figyeltünk meg a nem rabszolga és rabszolga *F. rufibarbis* tetemekkel szembeni viselkedésbeli reakcióban, mely arra utal, hogy a *P. rufescens* fajspecifikus szignál a rabszolgán is jelen van (lásd d'Ettore & Heinze 2001), mely lehetővé teszi a *F. sanguinea*-nak, hogy különbséget tegyen a rabszolga és nem rabszolga dolgozók között.

Erős különbséget találtunk a két *Serviformica* faj tetemei által kiváltott reakciók között is, kiemelve a tetemeken jelen lévő fajspecifikus szignálok fontos szerepét. A *F. fusca* a *F. sanguinea* leggyakoribb rabszolga faja (Marikovsky 1963; Mori és mtsai. 2000; Czechowski és mtsai. 2012), így nem meglepő, hogy a tetemei intenzív reakciót váltottak ki, mind a *F. sanguinea*, mind a rabszolga dolgozókból. A *F. fusca* tetemek jelenléte továbbá jelezheti egy potenciális rabszolga faj közelségét is, rekrutációt váltva ki annak dolgozóiból, mely egy esetleges rabló-hadjárat elindítója lehet (Czechowski 2006; Buschinger 2009; Hölldobler és Wilson 1990; Mori és mtsai. 2000). Egyes esetekben a *F. sanguinea* is a potenciális rabszolga kolónia felé cipelheti a saját tetemeit, ezáltal megfélemlítve és lecsökkentve annak védekezését (Czechowski 1976). Egyes újabb eredmények alapján feltételezhető, hogy a tetemek révén a kiszemelt kolónia folyamatosan kapcsolatba kerül a támadó CHC-profiljával is tetemeinek elfogyasztásakor, így egy támadás során az immár módosult, összetettebb profilú védekező egyedek elfogadóbbak lesznek a támadókkal szemben (lásd Guerrieri és mtsai. 2009; Van Wilgenburg és mtsai. 2010; Nehring és mtsai. 2015).

A másik potenciális rabszolga faj tetemei inkább egy neutrális reakciót váltottak ki, feltehetően azért, mert ezen az élőhelyen ez nem egy preferált rabszolga faj. Terepi vizsgálataink során egyetlen *F. sanguinea* kolóniát sem figyeltünk meg *F. rufibarbis* rabszolgával, feltehetően mivel elég sok *F. fusca* kolónia fordul elő ezen az élőhelyen, így a *F. sanguinea* nincs arra kényszerülve, hogy megtámadja a sokkal agresszívebb és így nehezebben kirabolható *F. rufibarbis*-t (Czechowski 2012). Mivel nem jelent veszélyt, és nem is egy potenciális rabszolga faj ezen az élőhelyen, így feltételezhető, hogy e faj tetemei csupán mint táplálékforrás keltik fel a *F. sanguinea* dolgozók érdeklődését (lásd Mori és mtsai. 2001). Egyes terepi megfigyelések arra utalnak, hogy bizonyos (nem rabszolga) fajok tetemei fontos táplálékforrásként szolgálnak a *F. sanguinea*-nak (Marikovsky 1963; Mori és mtsai. 2000), hasonlóan más fajokhoz, melyek rendszeresen fogyasztanak hangyateneteket (Wilson 1958; De Bruyn és Mabelis 1972; Howard és Tschinkel 1976; Mabelis 1979; 1984; Czechowski 2008). Vizsgálataink során a tetemek nagy részét a fészekbe szállították, ahol azok egy részét nagy valószínűséggel táplálékként hasznosították a fészek társ tetemekhez hasonlóan, melyet laboratóriumi vizsgálataink is alátámasztottak, ugyanis a tetemfogyasztással kapcsolatos vizsgálatunkat pár *F. sanguinea* kolónia esetében is megismételtük.

Több faj esetében, a laboratóriumban megfigyelt temetők létrehozatala feltehetően egy mesterséges körülmények között megjelenő jelenség, melyet az arénák falának

kolóniához való közelsége okoz (lásd Wilson 1958). Terepi vizsgálataink során ritkán figyelhetünk meg hasonló kupacokat, így a kis távolságok és a dolgozók tér-memóriája lehet a felelős a laboratóriumi temető képzésért (lásd Wilson 1958; Diez és mtsai. 2011). Vizsgálataink során a tetemek szállításának nagy részét a rabszolgatartó dolgozók végezték, de megfigyeltünk tetemcipelést végző rabszolga dolgozókat is. Ebből arra következtethetünk, hogy a rabszolgák számos feladatot végezhetnek a kolónián belüli számuktól függően (lásd Marikovsky 1963). A tetemcipelést végző dolgozókkal szemben a többi dolgozó agresszíven viselkedett, de térben nem különültek el egymástól, az egyes levélvágó hangyák esetében megfigyeltekkel ellentétben (lásd Hart és Ratnieks 2001). A cipelést végző dolgozók a fészken belül bárhol előfordulhatnak, hasonlóan számos más faj esetében tapasztaltakkal (pl. Wilson 1958; Howard és Tschinkel 1976; Graham 2007).

### **Az amazonhangya reakciói különböző eredetű tetemek jelenlétére**

A *P. rufescens* kolóniák esetében a tetemek nagy része hasonló reakciót váltott ki, de egy egyértelműen gyorsabb reakciót figyeltünk meg a fajtárs *P. rufescens* és rabszolgájának tetemei esetében. Ennél a fajnál, valamint egy amerikai rokon fajnál is megfigyeltek fajtárs kolóniák ellen folytatott rabszolgaszerző hadjáratokat (Mori és mtsai. 2001; Bono és mtsai. 2006), így a fentiek fényében nem meglepő, hogy egy magasabb fajtárs *P. rufescens* tetemszám egy intenzív reakciót vált ki, melynek során gyorsan eltávolítják a tetemeket, ugyanis ezek a támadások veszélyeztethetik egy kolónia fitneszét és túlélését, leginkább a rabszolgák számának a csökkentése révén (Mori és mtsai. 2001). A csoportosan megjelenő fajtárs *P. rufescens* és rabszolga tetemek a potenciális rabló-hadjárat mellett jelezhetik egy rivális kolónia közelségét is, mely az erős rabszolgákért folyó kompetíció fényében komoly veszélyekkel járhat, ugyanis a territoriális fajok közelségéhez hasonlóan ezek indirekt módon védhetik a territóriumukon belül előforduló potenciális rabszolga kolóniákat (Czechowski 2000; Czechowski 2007b; Czechowski és Markó 2006; Väänänen és mtsai. 2010). Meglepő módon a *F. sanguinea* és rabszolgájának tetemei leginkább neutrális reakciót váltottak ki, ami feltehetően annak tudható be, hogy a *F. sanguinea* nem fordul elő azon az élőhelyen, ahonnan a *P. rufescens* kolóniáinkat begyűjtöttük. A főbb riválisokkal szembeni specifikus reakció nem mindig kódolt genetikailag, hanem kialakulhat a folyamatos találkozások révén is (lásd Wilson 1976; Carlin és Johnston 1984), így feltételezhető, hogy esetünkben a konfrontáció hiánya nem tette lehetővé egy specifikus reakció kialakulását.

Eredményeink, a *F. sanguinea*-hoz hasonlóan, a *P. rufescens* esetében is alátámasztották, hogy e faj meg tudja különböztetni a potenciális rabszolga dolgozókat, a rabszolgáktól, más rabszolgatartó fajokhoz hasonlóan (lásd d'Ettore és Heinze, 2001; Paminger és mtsai. 2011; Scharf és mtsai. 2011). Annak ellenére, hogy a *F. fusca* nem egy specifikus rabszolga faja a *P. rufescens*-nek azon az élőhelyén, tetemeinek megjelenése egy viszonylag intenzív reakciót váltott ki a rabszolgatartó faj dolgozóiból. Ez arra utalhat, hogy egy obligát rabszolgatartó faj esetében megfigyelhető a potenciális rabszolga fajokkal szembeni specificitás (pl. Carlin és Johnston 1984; Hölldobler 1988). Összességében úgy tűnik, hogy a *F. sanguinea*-val ellentétben, a *P. rufescens* esetében a tetemek nem olyan fontos információhordozók, mely leginkább a kolónia túlélését veszélyeztető erős kompetíció hiányával magyarázható. Egyes megfigyelések alapján úgy tűnik, hogy a *P. rufescens* igyekszik elkerülni az erősebb fajokkal való konfrontációt (pl. territoriális vöröshangyák), mely tulajdonságuk lehetővé teszi túlélésüket akár egy *F. polyctena* kolónia közelségében is (Czechowski 2006; Czechowski 2007b). A legnagyobb veszélyt a kolóniáira nézve a rabszolgaszerző útvonalainak sérülése okozza (Czechowski 2007b), ugyanis a rabszolgák hiánya a kolónia pusztulását okozza (lásd Buschinger 2009).

Megfigyeléseink során a tetemek csak egy kis százalékát szállították a fészekbe, míg az arénákban hagyottak kevésbé voltak darabokra szedve, mint a *F. sanguinea* esetében, melyből arra következtethetünk, hogy a *P. rufescens* rabszolga (*F. rufibarbis*) fajának körében a tetemek fogyasztása kevésbé elterjedt jelenség, mint azt más *Formica* fajoknál megfigyelhettük. Annak ellenére, hogy terepen a *F. rufibarbis* jól körülhatárolt temetőket hoz létre a fészek bejárata körül, a laboratóriumi *P. rufescens* kolóniáink esetében a *F. rufibarbis* rabszolgák a tetemeket az arénában szétszórva hagyták, hosszú ideig le-fel cipelve azokat az arénák fala mentén, a megfelelő szállítási távolság hiányára utalva (lásd Wilson 1958).

#### 5.1.2. Tetem-felismerés és -kezelés a *Formica polyctena* erdei vöröshangya fajnál

A *F. polyctena* laboratóriumi vizsgálata során a leggyorsabb és legtöbb agresszív reakciót a *F. sanguinea* tetemek váltották ki. Ez nem meglepő, hiszen a territoriális fajok általában kizárják a territóriumukon belül előforduló más agresszív és territoriális fajokat (Vepsäläinen és Pisarski 1982; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Cerdá és mtsai. 2013), továbbá a *F. sanguinea* atipikus rabszolgaként esetenként vöröshangyákat is tarthat (Czechowski 2001), habár ez nem jellemző és leginkább a véletlen műve (lásd Czechowski 2001; Czechowski és mtsai. 2012). Hasonló jellegű összetűzések leginkább a vöröshangya

fajok területén belül élő szubmisszív fajok kolóniái felé tartó rabló-hadjáratok megtámadása révén alakulhatnak ki, főleg ha azok túl közel haladnak el a territoriális faj kolóniájához (lásd Marikovsky 1963; Czechowski 2001; Czechowski és Markó 2006; Mori és mtsai. 2000).

Meglepő módon teljesen neutrális reakciót váltottak ki a *F. truncorum* tetemei, annak ellenére, hogy e két territoriális faj esetében intenzív kompetíciót és kizárást feltételeznénk (lásd Vepsäläinen és Pisarski 1982; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Cerdá és mtsai. 2013). Feltehetően az élőhelyünkön leginkább az erdőszélen előforduló *F. truncorum* ritkán kerül kapcsolatba az inkább az erdő belsejében előforduló *F. polychaeta*-val, valamint ha ez utóbbi jelen van, a kompetíciósan gyengébb (pl. kisebb kolóniaméret) *F. truncorum* nem tud megtelepedni, így gyorsan kizárják (pl. Savolainen és Vepsäläinen 1989).

Az előbbi fajnál még a *F. fusca* tetemek is valamivel intenzívebb reakciót váltottak ki a *F. polychaeta* dolgozókból. Ezen faj kolóniái viszonylag nagy számban fordulhatnak elő a vöröshangyák territóriumán belül, ugyanis szubmisszív fajok révén (kis kolóniaméret, opportunista keresési mód) ritkán kerülnek összetűzésbe a vöröshangyákkal, és viszonylag háborítatlanul élhetnek a territórium alacsonyabb aktivitási zónáiban (pl. Savolainen és Vepsäläinen 1989), valamint védelmet élvezhetnek más kompetitorokkal szemben (pl. *F. sanguinea*) is (Czechowski és Markó 2006). Ha kolóniáik túl közel kerülnek egy *F. polychaeta* fészkeihez, azokat a territoriális faj akár el is pusztíthatja, továbbá a szubmisszív faj a nagy abundanciában jelen lévő territoriális tetemeiket akár táplálékként el is fogyaszthatja (lásd később).

Az idegen fajtárs tetemekkel szembeni intenzív reakció intraspecifikus kompetícióra utal, mely számos vizsgálat tárgyát képezte (pl. De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979; 1984). A megjelenő tetemek jelezhetik egy rivális kolónia közelségét, ugyanis egyes territoriális fajok esetében megfigyelték, hogy a territórium szélén halmozzák fel tetemeiket, sőt mi több, elrettentés céljából is cipelhetik egy lerohanásra kiszemelt rivális kolóniák bejárata elé (Czechowski és mtsai. 2009), így megjelenésük egy esetleges támadás előhírnöke is lehet. Ezek mellett, az idegen kolóniák tetemei fontos táplálékforrásként is szolgálhatnak főleg a tavaszi időszakban (De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979).

A *Formica* fajok esetében tapasztalt, a különböző fajok tetemeivel szembeni reakció összefüggésben lehet egy fajnak az adott fajjal való kompetíciós viszonyával, legalábbis a

főbb kompetítorok és ellenségek esetében, ugyanis ezen fajokkal bármilyen konfliktus a kolónia pusztulásával végződhet. A főbb riválisokkal szembeni viselkedésbeli reakciók lehetnek veleszületettek és genetikailag kódoltak, vagy megtanulhatók az adott fajjal való interakcióik révén (Wilson 1976; Carlin és Johnston 1984). Mint bebizonyítottuk, a dolgozók nem hasonló módon reagálnak minden tetemre, mely variabilitás sorsdöntő lehet bizonyos helyzetek esetében jelentkező csoportos válaszlépések megjelenése során (lásd Renucci és mtsai. 2011). Így vagy úgy, a tetemek számos szereppel bírhatnak, és nem csak potenciális patogénszállítók melyeket el kell távolítani, hanem fontos információkat szolgáltathatnak arról, hogy mi történik a fészek körül.

## 5.2. Tetemek, mint táplálékforrás

Számos hangyafaj, mint pl. a *F. cinerea* is opportunista módon viselkedik (lásd pl. Markó és Czechowski 2012), hasznosítva minden lehetséges táplálékforrást, akár száraz rovartetemeket is, amit a homokdűnéken talál. Ezzel magyarázható, hogy a fészekbe szállított kompetítorok tetemeit táplálékként elfogyasztják. Úgy tűnik, ez a jelenség a *F. sanguinea* és *F. polycтена* esetében is megfigyelhető. Emellett, ily módon elkerülhető a főbb kompetítorok fészek közeli rekrutációja is, továbbá a tetemek feltételezett elfogyasztása a fészken belül úgy is felfogható, mint egy mód arra, hogy a veszélyt jelentő információ eljusson a többi kolóniataghoz is, hasonlóan a rekrutáció során történő táplálékcserehez. A tetemdarabok információhordozóként hasznosíthatóak azon fészeketársak számára, akik még nem találkoztak a kompetítorokkal, ugyanis ily módon találkozhatnak a rivális kolóniák kutikuláris szénhidrát-mintázatával, azonban ezt a hipotézist további laboratóriumi vizsgálatok során még tesztelni kell.

A hangyák legtöbb faja mindenevő, és a legfontosabb fehérjeforrásként a különböző állati tetemek szolgálhatnak. A dolgozók által begyűjtött tetemek nagy részét különböző rovarfajok tetemei képezik, de a táplálékspektrumban előfordulhatnak akár emlős és madárfajok tetemei is (lásd pl. Mori és mtsai. 2000). A fentiek mellett számos hangyafaj fogyaszt rendszeresen más fajokhoz tartozó hangyaretetemeket (Wilson és mtsai. 1958; Howard és Tschinkel 1976; Czechowski 2008), azonban a fészeketársak tetemeinek elfogyasztására csak pár terepi megfigyelés esetében volt utalás, miszerint ezeket a fészekbe cipelték, ahol azok feltehetően elfogyasztásra kerültek (Marikovský 1962; Mabelis 1979; Mori és mtsai. 2001). A természetben egyes fajok a friss fészeketárs tetemeket

tápláléknak tekintik (Kok-Boon és mtsai. 2012). A táplálékforrásként való hasznosítás mellett, a tetemek elfogyasztása meggátolhatja egy entomopatogén gombák kifejlődését, és ezáltal azok terjedését is (Marikovskyy 1962; Chouvinc és mtsai. 2008).

#### 5.2.1. Táplálékforrás-diszkrimináció és a mesterséges tetemszag hatása

A hangyák esetében úgy tűnik, hogy tetemek felismeréséért nagy valószínűséggel az olajsav a felelős (Wilson és mtsai. 1958; López-Riquelme és mtsai. 2006; Choe és mtsai. 2009), habár a tetemcipelés mellett kiválthat fészekkarbantartó és kereső viselkedést is (Gordon 1983; Choe és mtsai. 2009; Diez és mtsai. 2013a, b). A *F. polycтена* esetében kapott eredményeink alapján a dolgozók egyértelműen elkülönítették az olajsavval kezelt fészektárs és *D. melanogaster* tetemeket a kezeletlenektől. Ezeket a tetemeket nagyobb aktivitás övezte, és agresszívebb reakciót váltottak ki a dolgozókból, mint a kezeletlenek. Egy rövid idejű csáppal való tapogatás után egyes dolgozók elkezdtek rájuk homokrögöket hordani, annak ellenére, hogy az ily módon eltemetett tetemek előbb utóbb mégis a fészekbe kerültek. Más hangyafajoknál és egyes természetfajok esetében is megfigyelték, hogy az olajsav esetenként akár a tetemek temetését is kiválthatja (Haskins és Haskins 1974; Ulyshen és Shelton 2012; Kok-Boon és mtsai. 2012). A kutikula felületén a pusztulás utáni pár napban folyamatosan nő az olajsav mennyisége (Diez és mtsai. 2013b), így elképzelhető, hogy a tömény olajsavval kezelt tetemek nagyon idős tetemek látszatát keltik, és azt szupranaturális ingerként érzékelve elkezdik temetni azokat. Ezen feltevést támasztják alá azon megfigyelések, melyek szerint egyes természetfajok csak az idősebb tetemeket kezdték el temetni (Kok-Boon és mtsai. 2012). Ennek ellenére munkánk során sosem figyeltünk meg eltemetett idős tetemeket, így valószínűnek tűnik, hogy a kezelt tetemek még helyenként zsíros felülete váltotta ki a homokrögök rácipelését, majd az így „kiszárított” tetemeket a fészekbe cipelték, a kezeletlen tetemekhez hasonlóan. Ezt támasztja alá az olajsavval kezelt *D. melanogaster* tetemekkel szembeni viselkedés is, ugyanis eleinte ezeket is elkezdtek temetni, majd viszonylag gyorsan a fészekbe szállították azokat. A *F. polycтена* kezelt dolgozókhoz hasonló reakciót figyeltünk meg kezelt *F. sanguinea* tetemek esetében is, ugyanis kis idő elteltével azokat is elkezdtek temetni, majd végül a fészekbe kerültek (saját megfigyelés). A fentiek alapján e reakció nem tekinthető specifikusnak, hanem egy általánosan bevett reakciónak tűnik kellemetlen anyagokkal bevont tetemek (táplálékdarabok?) esetében, melynek részleteit további laboratóriumi kísérletek segítségével szeretnénk vizsgálni.

A köztudottan táplálékként szolgáló *D. melanogaster* tetemek nagyon gyors és agresszív viselkedést váltottak ki a *F. polycтена* dolgozókból, mely reakció bármely más potenciális zsákmány begyűjtése esetében jellemző lehet. Ez jelentősen eltért bármely fajhoz tartozó hangyatenem által előidézett reakciótól. A kereső egyedek fokozott agresszivitása lehetővé teszi a zsákmány gyors elpusztítását, majd utána a legrövidebb úton a fészekbe való szállítását, így biztosítva a kolónia folyamatos táplálékellátását.

#### 5.2.2. Fészektárs tetemek fogyasztása a *F. polycтена* esetében

A hatalmas „mindig éhes” kolóniákkal rendelkező generalista vöröshangyák esetében végzett terepmegfigyelések során volt pár utalás a kannibalizmusra (Marikovsky 1962; Mabelis 1984; De Bruyn és Mabelis 1972). A lárvák felneveléséhez egy stabil fehérje forrásra van szükségük (Hölldobler és Wilson 1990), mely nem minden esetben fedezhető a változatosan jelen lévő zsákmány fajok tetemeiből, így rá vannak utalva nem kifizetődő táplálékforrásokra is, mint a kiszáradt rovar tetemek (Horstmann 1970) és változó mennyiségben a saját tetemek (De Bruyn és Mabelis 1972).

A rivális *C. vagus* tetemeket nagyon gyorsan elszállították a műanyag lapokról, és egy vagy több dolgozó gyorsan a fészekbe vonszolta őket. A tetemek körül sok egyed jelent meg, valamint a tetemek jelenléte harapásokkal teli agresszív reakciót váltott ki. A fészekbe cipelt tetemeket darabokban hozták ki eltérő napokon, megnehezítve ezáltal az elfogyasztási arányuk kiértékelését, de ennek ellenére a tetemek nagy többségét elfogyasztottnak tekinthettük, ugyanis a potrohon egy hatalmas kirágott lyuk tátongott. A tetemekkel szembeni viselkedés jelentősen eltért a fészektárs tetemekkel szembeni reakciótól, így elmondható, hogy ezen faj tetemeit a *F. polycтена* dolgozók el tudták különíteni, a dolgozatban eddig bemutatott vizsgálati eredményekhez hasonlóan. Ezen faj nagy tetemei fontos táplálékforrást képezhetnek a *F. polycтена* kolóniáknak (Czechowski 2008). Ezt eredményeink is alátámasztják, ugyanis a tetemek nagy részét elfogyasztották, annak ellenére is, hogy a tetemdarabokat nem vettük figyelembe. A tetemeket általában nagyon szétdarabolták, és szabad szemmel is láthatóan csak az üres kutikula került ki a fészken kívüli temetőbe. Feltehetően a feldarabolás annak tudható be, hogy a kisebb darabok könnyebben kezelhetőek, akár egy dolgozó által is, de egy idegen rivális fajjal szembeni agresszív reakció eredménye is lehet (lásd Renucci és mtsai. 2011; Diez és mtsai. 2013b).

A különböző kísérleti helyzetekben használt fészektárs tetemekkel szembeni reakció sok hasonlóságot mutatott, de voltak lényeges különbségek is, melyek fontos konklúziókhoz



vezethetnek. A tetemek nagy részét a behelyezés utáni második nap hozták ki az arénában lévő temetőkre. A kihozott tetemeknek csak egy kisebb részét darabolták fel, ami arra utalhat, hogy ez megkönnyítheti a tetemek kezelését és/vagy fogyasztását. Feltehetően a *C. vagus* esetében a nagyobb tetemek nehezebben hozzáférhetők és kezelhetők, így nagyobb arányú feldarabolásuk ésszerűnek tűnik. A feldarabolás másik oka lehet egyes patogénnel szembeni védekezés, ugyanis a feldarabolás révén csökken a fertőző ágens fejlődési közegének mérete, valamint ezáltal megkönnyíthető a darabok antibakteriális szekrétumokkal való kezelése is (Marikovsky 1962; Graham 2007; Oi és Pereira 1993; Cremer és mtsai. 2007; Chouvenc és mtsai. 2012). Az ily módon kezelt és/vagy elfogyasztott tetemek úgy tűnik, nem jelentenek veszélyt a kolóniára nézve, habár ha ez volna a helyzet, akkor valószínűleg minden tetemet feldarabolnak, nem csak egy részüket. Ezen kérdés pontos megválaszolásához további laboratóriumi vizsgálatok szükségesek.

A fészektárs tetemeket nem meglepő módon az éhező kolóniák szállították a leggyorsabban a fészekbe. Ez esetben jelent meg a legtöbb dolgozó a tetemek körül, ami nem meglepő, hiszen egy éhes kolónia esetében a dolgozók nagytöbbsége elkezdi táplálékot keresni (Hölldobler és Wilson 1990). A lapra érkező dolgozók már helyben elkezdték fogyasztani a tetemet, de egy kis idő elteltével mégis a fészekbe szállították azokat. Az arénában lévő temetőkre kihozott tetemeket nagy arányban elfogyasztották, ami arra utal, hogy ezen tetemek esetenként fontos táplálékforrásként szolgálhatnak. Egy táplálék stressz idején több dolgozó pusztul el, így ezek tetemeinek az elfogyasztása a stressz negatív hatásainak az ellensúlyozását teszi lehetővé, sőt, esetenként a kolónia túlélését is jelentheti (lásd Mabelis 1979).

Az éhező kolóniákkal szemben, az éhezési periódus után újra táplált kolóniák sokkal érdektelenebbnek bizonyultak a tetemekkel szemben. A kereső arénában csak kisszámú dolgozó volt aktív, így a tetemeket lassan szállították el a lapokról. A fészekbe cipelés is lassabban zajlott, mint az éheztetett kolóniák esetében, azonban a tetemek nagy részét ez esetben is előbb utóbb a fészekbe szállították, és a kihozott tetemet nagyobb arányban fogyasztották el, mint az éheztetés előtti periódusban behelyezett fészektárs tetemeket. Ezen különbség arra enged következtetni, hogy egy kolónia úgy reagál egy stressz utáni helyzetre, hogy nagyobb mértékben fogyasztja a rendelkezésére álló táplálékforrásokat, mint normális esetben tenné, felkészülve ezáltal egy hasonló helyzetre. A válasz sokkal hangsúlyozottabb lehet a hibernációs periódus előtt, amikor a táplálékforrások amúgy is szűkösen vannak jelen, és szükségük van a tartalék tápanyagra a kedvezőtlen időszak átvészelésére, valamint a lárvák felneveléséhez tavasszal (Hölldobler és Wilson 1990).

Az idős fészektárs tetemeket sokkal gyorsabban elszállították a lapokról, mint a többi esetben használt fészektárs és *C. vagus* tetemeket. Az idősebb tetemeken nagyobb az olajsav mennyisége, így ez fokozottabb tetemcipelést vált ki, mint azt *Formica japonica*, *Myrmica rubra* és egyes termeszfajok esetében is megfigyelték (Akino és Yamaoka 1996; Chouvenc és mtsai. 2010; Kok-Boon és mtsai. 2012; Diez és mtsai. 2013b). Ezeket a tetemeket először a temető fele kezdték el cipelni, ahol egy pár dolgozó harapdálta őket, de egy idő után ezeket is a fészekbe cipelték, a többi tetemhez hasonlóan. Természetben az ily módon elcipelt tetemeket feltehetően a fészek körül hagyják, szétszóródva (Howard és Tschinkel 1976; Banik és mtsai. 2010; Diez és mtsai. 2012), és esetenként, ha egy másik dolgozó rájuk talál, a kiszáradt tetemekhez hasonlóan a fészekbe szállíthatja azokat (lásd Horstmann 1970). Laboratóriumi vizsgálataink során mi is megfigyeltük, hogy bizonyos esetekben pár temetőn lévő tetemet a fészekbe szállítanak, feltehetően elfogyasztás céljából. Az éheztetési periódus előtt behelyezett fészektárs tetemek egy részét is elfogyasztották, igaz kisebb arányban, mint a többi esetben.

Úgy tűnik, hogy a más fajokhoz tartozó hangyatenetek fogyasztása mellett (Wilson 1958; Czechowski 2008; Howard és Tschinkel 1976), a *F. polyclena* kolóniák a hiányzó fehérjemennyiséget a saját tetemek fogyasztása révén is fedezhetik (lásd De Bruyn és Mabelis 1972). Érdekességgént említhető, hogy a hét napos idős tetemeket is elfogyasztották kisebb mértékben, hasonlóan más összeszáradt rovartetemekhez (lásd Horstmann 1970; Czechowski 2008). Eredményeink alátámasztják, hogy a saját tetemek fogyasztásának mértéke változatos lehet a *F. polyclena* kolóniák esetében, a kolónia ciklusától és igényeitől függően. Egy táplálékhiány-stressz megnövelheti ezen táplálékforrás jelenlétét, ezáltal is fokozva a saját tetemek fogyasztásának mértékét. Úgy tűnik, hogy a fajon belüli kannibalizmus sokkal elterjedtebb a hangyák körében, mint azt eddig gondoltuk.

### **5.3. Tetemek, mint fertőzésforrás**

Egyes fajok felismerik a kutikulán megtapadt *B. bassiana* spórákat (Boomsma és mtsai. 2005), sőt csápjaik segítségével el is tudják különíteni a különböző gombafajok spóráit (Yanagawa és mtsai. 2009). Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy más fajokhoz hasonlóan a *F. polyclena* dolgozók is el tudják különíteni a spórás tetemeket a spórátlanoktól (Diez és mtsai. 2015; Qui és mtsai. 2015). Megfigyeltük, hogy a behelyezett tetemeket nyomban elkezdtek csápjaikkal letapogatni, majd egy idő után ütemesen a

fészekbe szállítani. A tisztogatás élő egyedek esetében hatékonyan el tudja távolítani a kutikula felületéről a különböző spórákat, ezáltal meggátolva a gomba kifejlődését és a fertőzés továbbadását mind hangyáknál, mind természetknél (Chouvenc és mtsai. 2008; Yanagawa és mtsai. 2009; Reber és mtsai. 2011; Konrad és mtsai. 2012). A fertőzött tetemek továbbá a tisztogató dolgozóknál egy alacsony intenzitású fertőzést indukálhatnak, beindítva specifikus védekezést elősegítő enzimek termelését, védettséget és nagyobb túlélést eredményezve a tisztogatást végző dolgozóknál, mint azt *Lasius neglectus* esetében kimutatták (Konrad és mtsai. 2012). A fészken belül a tetemeket nagy valószínűséggel feldarabolják és elfogyasztják őket, mint azt több hangya és természetfaj esetében is megfigyelték (pl. Marikovsky 1962; Rosengaus és Traniello 2001; Chouvenc és mtsai. 2008).

A gombafonális tetemeket már jóval nagyobb aktivitást és több agresszív viselkedést váltottak ki, de egy rövid csápokkal való letapogatás után ezeket is nyomban elkezdtek a fészekbe szállítani. A csápokkal való tapogatásnak feltehetően fontos szerepe van a gomba fejlettségi stádiumának a megállapításában, ugyanis Marikovsky (1962) szerint, a *Formica rufa* dolgozók csak a konídiumokkal még nem rendelkező hifás tetemeket darabolják fel és viszik a fészekbe, így feltételezhető, hogy ezeket a tetemeket is fészekbe kerülésük után feldarabolták, majd elfogyasztották (pl. Marikovsky 1962; Rosengaus és Traniello 2001; Chouvenc és mtsai. 2008). Ezen mechanizmusnak fontos szerepe lehet a gomba kifejlődésének a meggátolásában, és a fertőzés terjedésének a megakadályozásában.

Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a különböző fajú tetemek mellett, a *F. polycтена* el tudja különíteni a spórás és gombafonális fészektárs tetemeket is. A hangyafajok leginkább a férgekkel és entomopatogén gombákkal való fertőződésnek vannak kitéve (Boomsma és mtsai. 2005), így feltehetően ezek elkerülése válthatja ki az amúgy alkalmas fészkelő-helyek és táplálékforrások elkerülését, ha azok környezetében fajtárs tetemek vannak jelen (Farji Brener és Sasal 2003; Choe és Rust 2008; Franks és mtsai. 2005; Renucci és mtsai. 2011). Ha mégsem sikerül elkerülni a spóra megtapadását, akkor egy gombás fertőzés kialakulásának a megakadályozására az egyik legfontosabb védekezési mechanizmus a spórák gyors eltávolítása a fertőzött egyed felületéről (Boomsma és mtsai. 2005; Chouvenc és mtsai. 2008; Okuno és mtsai. 2012), valamint a fertőzésben már elpusztult egyedek gyors feldarabolása és elfogyasztása meggátolhatja a patogén terjedését (Marikovsky 1962; Chouvenc és mtsai. 2008). A hangyák esetében a táplálék fészekbe való szállítása (pl. rovar tetemek) lehetővé teszi az esetleges patogén propagulumok

kiszűrését (pl. gomba spórák) és ezáltal a fertőzés elkerülését (Boomsma és mtsai. 2005). Ezt továbbá elősegíti még az infrabukkális zseb megléte is, ugyanis a feldarabolt táplálék nem egyenesen a béltraktusba kerül, hanem előtte e zsebben keveredik antibakteriális és antifungális anyagokkal, mely tovább csökkenti a fertőzés lehetőségét (Boomsma és mtsai. 2005). A fertőzött tetemekkel szembeni gyors és intenzív válasz úgy tűnik, hogy valamelyest faj- vagy génusz specifikus, ugyanis más génuszhoz tartozó fajok esetében végzett hasonló vizsgálatok során nem figyeltek meg a fészektárs tetemekhez képest egy gyorsabb és intenzívebb választ a fertőzött tetemekkel szemben (Diez és mtsai. 2015; Qui és mtsai. 2015).

#### 5.4. Munkamegosztás a hulladékkezelés során

A munkamegosztás a szociális rovarok egyik fő „kulcsa a sikerhez” (Hölldobler és Wilson 1990). Egyes fajok esetében megfigyelhető egy olyan morfológiailag is elkülönülő dolgozócsoport, mely csak a hulladékkezeléssel foglalatoskodik (Hart és Ratnieks 2001; Ballari és mtsai. 2007). Más fajok esetében jelen van egy időszakos specializáció, amely során pár dolgozó időszakosan egy feladat elvégzésére (pl. tetemcipelés) összpontosít (lásd Julian és Cahan 1999), azonban a fajok nagy többsége esetében nem figyelhető meg csak tisztogatási feladatokat végző dolgozók, ugyanis ezeket bármely arra járó dolgozó elvégezheti (pl. Wilson 1958; Howard és Tschinkel 1976).

A különböző kasztokba tartozó dolgozók a feladatok elvégzésében eltérő mértékben vehetnek részt. Egyes fajoknál bebizonyították, hogy a különböző méretű dolgozók specifikus feladatokat láthatnak el, pl. a major dolgozók védelmi vagy tároló specialisták, míg a közepes dolgozók a vándorhangyák esetében a szállításért felelősek (Hölldobler és Wilson 1990). A hulladékkezelés egy nagyon fontos feladat, mely a kolónia fennmaradásáért is felelős, így a nagyobb fertőzési prevalenciájú fajok rendelkezhetnek egy csak ezzel a feladattal rendelkező dolgozó kaszttal, mint azt pár *Atta* fajnál is leírták (pl. Wilson 1980; Ratnieks és Anderson 1999; Bot és mtsai. 2001). Más polimorf fajoknál a hulladék eltávolítását kaszttól függetlenül bármely dolgozó elvégezheti, amely találkozik a hulladékelemekkel, mint azt a *Pogonomyrmex badius* és a *Solenopsis invicta* esetében is megfigyelték (Howard és Tschinkel 1978; Wilson és mtsai. 1958). Az előbbi eredményekkel összhangban, a *C. aethiops* esetében sem találtunk csak a hulladékkezelésre specializálódott dolgozói kasztot, annak ellenére, hogy megfigyeléseink során a kis és a

közepes méretű kaszt dolgozói sokkal aktívabban vettek részt mind a tetemszállításban, mind más feladatok elvégzésében. Hasonló eredményeket találtak a levélvágó hangyák esetében is, ahol a minor kasztot figyelték meg, mint a legaktívabb, míg a major kasztot, mint a legkevésbé aktív kaszt a feladatok elvégzésében. A közepes kaszt dolgozói valahol a kettő között voltak az aktivitásukat illetően (Wilson 1980; Camargo és mtsai. 2007).

Specializált kasztok hiányában, egyes fajok specializált egyedekkel rendelkezhetnek, amelyek sokkal nagyobb valószínűséggel látnak el egy feladatot, mint társaik (Sendova-Franks és Franks 1993; Julian és Cahan 1999). Ezek a dolgozók nagyobb hatékonysággal végeznek egy feladatot, és nagyobb valószínűséggel viszik azt véghez (Oster és Wilson 1978; Ratnieks és Anderson 1999). Ezen túlmenően, Czechowski (2009) nem tudott korrelációt kimutatni a tetemcipelésben és más aktivitásokban résztvevő dolgozók között, így feltételezte, hogy a *F. polycтена* esetében vannak olyan dolgozók amelyek „nagyobb hajlandóságot mutatnak” elvégezni egy feladatot, mint társaik. A *C. aethiops* kis és közepes méretű kasztjai esetében, el tudtunk különíteni olyan dolgozókat, amelyek nagyobb arányban vettek részt egyes feladatok elvégzésében. A kereső arénában a dolgozók közel 15%-a végzett hulladékkezeléssel kapcsolatos feladatokat, míg a dolgozók 67%-a leginkább más feladatokkal foglalkozott, a hulladékkezelési viselkedések mellett. Feltételezhető, hogy ezen utóbbi dolgozók generalisták, ugyanis nem egy ritka jelenség, hogy egyes dolgozók generalisták maradnak, hogy megteremtsék a kapcsolatot a specializált egyedek és/vagy kasztok között, és hogy pótolják az egyes feladatok esetében jelentkező dolgozóhiányt, az optimális feladat ellátás fenntartása végett (Wilson 1980; Sendova-Franks és Franks 1993; Camargo és mtsai. 2007). A *C. aethiops* esetében a nagyméretű dolgozók között nem találtunk viselkedésszerű elkülönülést, így feltételezhetjük, hogy ez egy generalista kaszt. Habár, ha figyelembe vesszük, hogy fészekzavarás esetében ők rohannak ki elsőnek, elsődleges feladatuk a fészek védelme lehet (Hölldobler és Wilson 1990), további feladatokat feltehetően csak helyzettől függően látnak el. A különböző méretű táplálékdarabok begyűjtéséhez hasonlóan, a különböző hulladékdarabok elszállítása is méretfüggő lehet, amely kooperációt igényel, így eltérő méretű tetemek eltérő hulladékkezelési viselkedési gyakoriságot és részvételt eredményezhet a különböző kasztok esetében. Mint vártuk, nem találtunk különbséget a hasonló méretű *Camponotus* tetemekkel szembeni reakcióban, de az *A. subterranea* esetében magasabb volt a hulladékkezelési viselkedések száma. Ez feltehetően a kezelési nehézségeknek tudható be, ugyanis a kisebb tetemeket a nagyobb dolgozók nehezebben tudták megfogni, így eltávolításuk hosszabb időt

vett igénybe. Elszállítás előtt a tetemeket többször elejtették, és általában a major dolgozók által megkezdett szállítást kisebb kasztba tartozó dolgozók fejezték be.

Vizsgálatunk során nem találtunk csak a hulladékkezeléssel foglalkozó dolgozói kasztot (lásd Hart és Ratnieks 2001; Ballari és mtsai. 2007), de sikerült elkülöníteni olyan kis és közepes kasztba tartozó dolgozókat, melyek nagyobb valószínűséggel végzik el a tetemcipelést és a hulladékkezelést. Ezek akár 15%-át is kitehetik a kereső dolgozóknak. A kereső dolgozók 67%-a úgy tűnik generalista módon részt vesz minden olyan feladat elvégzésében a fészken kívül, ahol dolgozóhiány áll elő. A nagyméretű dolgozók hasonló arányban vettek részt a különböző feladatok elvégzésében, így azon túl, hogy veszély esetében a fészek védelméért felelősek, más feladatok elvégzésében generalista módon vesznek részt.

Összefoglalva, eredményeink alapján elmondható, hogy a tetemek számos funkciót tölthetnek be egy hangyakolónia életében és a hangyadolgozók reakciója a megjelenő tetemekre nem egységes, hanem faj- és helyzetfüggő. Nagy mennyiségben való felgyülemelésük a fészektárs tetemek esetében utalhat egy potenciális fertőzésre vagy valamilyen, a kolóniát ért negatív behatásra, míg az idegen fajok tetemei utalhatnak esetleges támadásra vagy egy kompetitor túl közeli jelenlétére is. Amellett, hogy fontos szerepük lehet a fajon belüli és fajok közötti információátadásban, esetenként táplálékforrásként is szolgálhatnak, így megjelenésük akár pozitív reakciót is kiválthat. Összességében véve, jelenlétük általában valami veszélyforrásra utal, így e szignál hatékony felismerése lehetővé teszi egyes válaszlépések vagy a negatív hatásokat ellensúlyozó mechanizmusok megfelelő időzítését, mely sok esetben a kolónia életben maradását vagy pusztulását jelentheti.

## 6. Köszönetnyilvánítás

Hangyákkal való ismerkedésem annak idején Szegeden kezdődött, ahol egy áthallgatás során találkoztam Dr. Prof. Gallé Lászlóval, akinek hangyák iránt érzett szeretete és lelkesedése magával ragadott. Ezen felbuzdulva kerestem meg Dr. Markó Bálintot, aki lehetőséget biztosított, hogy, terepi vizsgálatok során is megismerkedhessem a hangyák érdekes világával. A munka előrehaladtával lelkesedésem és irántuk tanúsított szeretetem napról napra nőtt, olyannyira, hogy e disszertáció elkészítéséhez vezetett. A kezdeti nehézségek leküzdését Gallé Tanár Úrnak köszönhetem, akinek a „szárnyai alatt” kezdtem meg munkámat az SZTE Ökológiai Tanszékén, továbbá tanácsaival és iránymutatásaival folyamatosan segítette munkámat. Köszönettel és hálával tartozom Dr. Markó Bálintnak, akit az „első lépések” óta magam mellett tudhatok. Az Ő lelkesedése és bátorítása mindig átlendített a nehézségeken. Segítsége, valamint ötletei és tanácsai mind a doktori kutatásaim, mind a dolgozat megírása során elengedhetetlennek bizonyultak.

Ezúton is szeretném megköszönni Dr. Wojciech Czechowski (Lengyel Tudományos Akadémia Állattani Intézete, Varsó) tanácsait és segítségét, valamint, hogy Dr. Markó Bálinttal együtt lehetővé tették a lengyelországi terepmunkáinkat, melyek során különösen nagy segítségemre voltak Erős Katalin, Hanna Babik, és Piotr Ślipiński. Laboratóriumi munkáimat segítette Kovács Judit, Somogyi Anna, Szántó Anita Piroska és Tóth Eszter. Köszönöm Dr. Lőrinczi Gábornak, Dr. Gallé Róbertnek, Dr. Torma Attilának és Dr. Zalatnai Mártának a bátorítást, az ötleteket és jó tanácsokat, valamint Dr. Péntes Zsoltnek a támogatását és segítségét. Ezen felül hálás vagyok az SZTE Ökológiai Tanszék minden segítőkész munkatársának a dolgozat elkészítésében nyújtott segítségéért.

Lengyelországi munkánkat a Lengyel Tudományos Akadémia és a Román Akadémia közötti tudományos együttműködés segítette. A dolgozat elkészítése alatt a Magyar Oktatási Minisztérium Balassi Bálint Intézetének a MÖB 185-31/2010 és a Román Oktatási és Kutatási Minisztérium Kredit és Tanulmányi Ösztöndíj Ügynökségének az 5253/22.09.2010 doktori ösztöndíja egyaránt támogatott.

Végül, de nem utolsósorban hálásan köszönöm családtagjaimnak, különösen a bátyámnak, szüleimnek és keresztszüleimnek, hogy végig támogattak, valamint bátorításukkal és türelmükkel hozzájárultak e dolgozat létrejöttéhez.

## 7. Irodalomjegyzék

- Achenbach, A. & Foitzik, S.** 2009. First evidence for slave rebellion: enslaved ant workers systematically kill the brood of their social parasite *Progomognathus americanus*. *Evolution*, **63**, 1068–1075.
- Akino, T. & Yamaoka R.** 1996. Origin of oleic acid: corpse recognition signal in the ant *Formica japonica* Motschlsky (Hymenoptera: Formicidae). *Japan Journal of Applied Entomology and Zoology*, **40**, 265–271.
- Alloway, T. M.** 1990. Slave-species ant colonies recognize slavemakers as enemies. *Animal Behavior*, **39**, 1218–1220.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L.** 1999. Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. *The American Naturalist*, **154**, 521–535.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L.** 2000. Task partitioning in insect societies: novel situations. *Insectes Sociaux*, **47**, 198–199.
- Ataya, H. & Lenoir, A.** 1984. Le comportement nécrophorique chez la fourmi *Lasius niger* L. *Insectes Sociaux*, **31**, 20–33.
- Ballari, S., Farji-Brener, A. G. & Tadey, M.** 2007. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: division of labour, aggressive behaviour, and location of external refuse dumps. *Journal of Insect Behavior*, **20**, 87–98.
- Bartoń, K.** 2013. MuMIn: Multi-model inference. R csomag verzió 1.9.13. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>, lekőzölve 2013 október 29.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S.** 2013. *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>, lekőzölve 2013 október 25.
- Bolton B.** 2014. AntCat: an online catalog of the ants of the world (<http://antcat.org/>).
- Banik, S., Biswas, S., Karmakar, R. & Brachmachary, R.** 2010. Necrophoresis in two Indian ant species, *Camponotus compressus* (Fabricius) and *Diacamma vagans* (Smith) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **63**, 87–91.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Fourcassié, V. & Denebourg, J. L.** 1998. Phase-ordering kinetics of cemetery organization in ants. *Physical Review*, **57**, 4568–4571.
- Bonabeau, E., Dorigo, M. & Theraulaz, G.** 1999. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Santa Fe Institute in the Sciences of the Complexity, Oxford University Press, New York, Oxford.



- Bono, J. M., Gordon, E. R., Antolin, M. F. & Herbers J. M.** 2006. Raiding activity of an obligate (*Polyergus breviceps*) and two facultative (*Formica puberula* and *F gynocrates*) slave-making ants. *Journal of Insect Behaviour*, **19**, 429–446.
- Boomsma, J. J., Schmid-Hempel, P. & Hughes, W. O. H.** 2005. *Life histories and parasite pressure across the major groups of social insects*. Insect Evolutionary Ecology, szerk. M. Fellowes, M., Holloway, G. & Rolff, J., Royal Entomological Society, CABI Publishing, Cambridge, USA, pp. 139–175.
- Bos, N., Guerrieri, F. J. & d'Ettore, P.** 2010. Significance of chemical recognition cues is context dependent in ants. *Animal Behaviour*, **80**, 839–844.
- Bos, N., Lefèvre, T., Jensen, A. B., & d'Ettore, P.** 2012. Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 342–351.
- Bos, N., d'Ettore, P. & Guerrieri, F. J.** 2013. Chemical structure of odorants and perceptual similarity in ants. *The Journal of Experimental Biology*, **216**, 3314–3320.
- Bot, A. N. M., Currie, C. R., Hart, A. G. & Boomsma, J. J.** 2001. Waste management in leaf-cutting ants. *Ethology Ecology & Evolution*, **13**, 225–237.
- Brandt M., Heinze, J., Schmitt, T. & Foitzik, S.** 2005. A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant socialparasite and its hosts. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 576–586.
- Braschler, B. & Baur, B.** 2003. Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology*, **28**, 651–658.
- Brew, Ch. R., O'Dowd, D. J. & Rae, I. D.** 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, **80**, 490–497.
- Buschinger, A.** 2009. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **12**, 219–235.
- Camargo, R. S., Forti, L. C., Lopes, J. F. S., Andrade, A. P. P. & Ottati, A. L. T.** 2007. Age polyethism in the leaf cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym. Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, **131**, 139–145.
- Carlin, N. F. & Johnston, A. B.** 1984. Learned enemy specification in the defense recruitment system of an ant. *Naturwissenschaften*, **71**, 156–157.
- Cerdá, X. & Retana, J.** 1998. Interference interactions and nest usurpation between two subordinate ant species. *Oecologia*, **113**, 577–583.
- Cerdá, X., Arnan, X. & Retana, J.** 2013. Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News*, **18**, 131–147.

- Challet, M., Jost, C., Grimal, A., Lluc, J. & Theraulaz, G.** 2005. How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviours in the ant *Messor sancta*. *Insectes Sociaux*, **52**, 309–315.
- Chapuisat, M., Oppliger, A., Magliano, P. & Christe, Ph.** 2007. Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2013–2017.
- Choe, D. H. & Rust, M. K.** 2008. Horizontal transfer of insecticides in laboratory colonies of the argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, **101**, 1397–1405.
- Choe, D. H., Millar, J. G. & Rust, M. K.** 2009. Chemical signal associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 8251–8255.
- Cotter, S. C. & Kilner, R. M.** 2010. Personal immunity versus social immunity. *Behavioral Ecology*, **21**, 663–668.
- Chouvenc, T., Su, N.-Y. & Elliott, M. L.** 2008. Interaction between the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) and the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in foraging arenas. *Journal of Economic Entomology*, **101**, 885–893.
- Chouvenc, T., Robert, A., Sémon, E. & Bordereau, C.** 2012. Burial behaviour by dealates of the termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae) induced by chemical signals from termite corpses. *Insectes Sociaux*, **59**, 119–125.
- Cournault, L. & de Biseau, J.-C.** 2009. Hierarchical perception of fertility signals and nestmate recognition cues in two dolichoderine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1635–1641.
- Crawley, M. J.** 2007. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd., West Sussex, UK.
- Cremer, S., Armitage, S. A. O. & Schmid-Hempel, P.** 2007. Social Immunity. *Current Biology*, **17**, 693–702.
- Czaczkes, T. J., Heinze, J. & Ruther, J.** 2015. Nest Etiquette—Where Ants Go When Nature Calls. *PLoS ONE*, **10**, doi:10.1371/journal.pone.0118376.
- Czechowski, W.** 1976. Cmentarzyska mrówek [*Ant cemeteries*]. *Przegląd Zoologiczny*, **20**, 417–427 (lengyel nyelven).
- Czechowski, W.** 1985. Competition between *Myrmica laevinodis* Nyl. and *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, **39**, 153–173.

- Czechowski, W.** 2001. Mixed colony of *Formica pratensis* Retz. + *Formica cinerea* Mayr + *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae) and its presumed origin. *Annales Zoologici*, **51**, 205–209.
- Czechowski, W.** 2006. The route of *Formica polychteta* Först. as a factor promoting emancipation of *Formica fusca* L. slaves from colonies of *Polyergus rufescens* (Latr.) (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology*, **54**, 159–162.
- Czechowski, W.** 2007a. Do *Polyergus rufescens* (Latr.) and *Formica Sanguinea* LAtr. (Hymenoptera: Formicidae) share resources of slave species with each other? *Polish Journal of Ecology*, **55**, 169–173.
- Czechowski, W.** 2007b. Behavioural and socially parasitic relations between *Polyergus rufescens* (Latr.) and *Formica polychteta* Först. (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Fennica*, **18**, 54–64.
- Czechowski, W.** 2008. Around nest cemeteries of *Myrmica schenky* EM. (Hymenoptera: Formicidae): their origin and a possible significance. *Polish Journal of Ecology*, **56**, 359–363.
- Czechowski, W. & Rotkiewicz, W.** 1997. Relations between *Formica sanguinea* Latr. and *Formica cinerea cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) – an unusual form of dulosis. *Annales Zoologici*, **47**, 469–478.
- Czechowski, W. & Markó, B.** 2005. Competition between *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) and co-occurring ant species, with special reference to *Formica rufa* L.: Direct and indirect interferences. *Polish Journal of Ecology*, **53**, 467–489.
- Czechowski, W. & Markó, B.** 2006. Uncomfortable protection: *Formica polychteta* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici*, **56**, 539–548.
- Czechowski, W. & Vepsäläinen, K.** 2009. Territory size of wood ants (Hymenoptera: Formicidae): a search for limits of existence of *Formica polychteta* Först., an inherently polygynic and polycalic species. *Annales Zoologici*, **59**, 179–187.
- Czechowski, W., Radchenko, A. & Czechowska, W.** 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy Sciences, Warszawa, pp. 7–8, 89–90
- Czechowski, W., Markó, B. & Radchenko, A.** 2008. Rubbish dumps reveal the diet of ant colonies: *Myrmica schencki* Em. and *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) as facultative pollen-eaters. *Polish Journal of Ecology*, **56**, 737–741.

- Czechowski, W., Markó, B. & Godzinska, E. J. 2009. Corpse carrying in ants (Hymenoptera: Formicidae) behavioral side effect of aggressive arousal or competitive signalling? *Polish Journal of Ecology*, **57**, 341–352.
- Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W. & Vepsäläinen, K. 2012. *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe*. MIZ PAS, Warszawa.
- Czechowski, W., Markó, B., Radchenko, A. & Ślipiński, P. 2013. Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology*, **110**, 327–337.
- Csata, E., Erős, K. & Markó, B. 2014. Effects of the ectoparasitic fungi *Rickia wasmannii* on its host *Myrmica scabrinodis*: changes in host mortality and behavior. *Insectes Sociaux*, **61**, 247–252.
- Davidson, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, **58**, 724–737.
- De Bruyn, G. & Mabelis, A. A. 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ekologia Polska*, **20**, 93–101.
- d’Ettorre, P. & Heinze, J. 2001. Sociobiology of lave-making ants. *Acta Ethologica*, **3**, 67–82.
- Diez, L., Deneubourg, J. L., Hoebeker, L. & Detrain, C. 2011. Orientation in corpse-carrying ants: memory or chemical cues? *Animal Behaviour*, **81**, 1171–1176.
- Diez, L., Deneubourg, J. L. & Detrain, C. 2012. Social prophylaxis through distant corpse removal in ants. *Naturwissenschaften*, **99**, 833–842.
- Diez, L., Le Borgne, H., Lejeune, P. & Detrain, C. 2013a. Who brings out the dead? Necrophoresis in the red ant, *Myrmica rubra*. *Animal Behaviour*, **6**, 1259–1264.
- Diez, L., Moquet, L. & Detrain, C. 2013b. Post-mortem changes in chemical profile and their influence on corpse removal in ants. *Journal of Chemical Ecology*, **39**, 1424–1432.
- Diez, L., Lejeune, Ph. & Detrain, C. 2014. Keep the nest clean: survival advantages of corpse removal in ants. *Biology Letters*, **10**, 1–4.
- Diez, L., Urbain, L., Lejeune, Ph. & Detrain, C. 2015. Emergency measures: Adaptive response to pathogen intrusion in the ant nest. *Behavioral Processes*, **116**, 80–86.
- Dlussky, G. M. 1965. Okhraniaemaya territoriya u murav’ev [The territory protection in ants]. *Zhurnal Obshchej Biologii*, **26**, 479–489 (orosz nyelven).
- Dreissen, G. J. J., Van Raalte, A. Th. & De Bruyn, G. J. 1984. Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: formicidae). *Oecologia*, **63**, 13–22.

- Erdős, L., Gallé, R., Körmöczi, L. & Bátori, Z.** 2013. Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology*, **14**, 48–58.
- Evans, H. C., Groden, E. & Bischoff, J. F.** 2010. New fungal pathogens of the red ant, *Myrmica rubra*, from the UK and implications for ant invasions in the USA. *Fungal Biology*, **114**, 451–466.
- Evans, H. C., Elliot, S. L., & Hughes, D. P.** 2011. Hidden diversity behind the zombie-ant fungus *Ophiocordyceps unilateralis*: four new species described from carpenter ants in Minas Gerais, Brazil. *PLoS One*, **6**, 1–9.
- Fan, Y., Pereira, R. M., Kilic, E., Casella, G. & Keyhani, N. O.** 2012. Pyrokinin  $\beta$ -neuropeptide affects necrophoretic behavior in fire ants (*Solenopsis invicta*), and Expression of  $\beta$ -NP in a mycoinsecticide increases its virulence. *Plos One*, **7**, 1–7.
- Farji-Brener, A. G. & Medina, C. A.** 2000. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica*, **32**, 120–126.
- Farji-Brener, A. G. & Sasal, Y.** 2003. Is dump material an effective small-scale deterrent to herbivory by leaf-cutting ants? *Ecoscience*, **10**, 151–154.
- Fisher, P. J., Stradling, D. J., Sutton, B. C., & Petrini, L. E.** 1996. Microfungi in the fungus gardens of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: a preliminary study. *Mycological Research*, **100**, 541–546.
- Franks, N. R., Hooper, J., Webb, C. & Dornhaus, A.** 2005. Tomb evaders: house hunting hygiene in ants. *Biology Letters*, **1**, 190–192.
- Gallé, L.** 1969. Myrmecological investigations in the environs of Kisköre. *Tiscia*, **5**, 87–95.
- Gallé, L.** 1979. Formicoidea populációk denztása és produktivitása gyepcönózisokban. Kandidátusi értekezés, Szeged.
- Gallé, L.** 1986. Habitat and niche analysis of grassland ants. *Entomologia Generalis*, **11**, 197–211.
- Gallé, L.** 1994. *Formicoidea közösségek szerveződése. József Attila Tudományegyetem, Ökológiai Tanszék, Szeged*, pp. 1–126.
- Gallé, L.** 2013. A szupraindividuális biológia alapjai: populációk és közösségek ökológiája. *Jate Press Szegedi Egyetemi Kiadó, Szeged*, pp. 156–165.
- Gibb, H.** 2011. Experimental evidence for mediation of competition by habitat succession. *Ecology*, **92**, 1871–1878.
- Gill, K. P., van Wilgenburg, E., Taylor, P. & Elgar, M. A.** 2012. Collective retention and transmission of chemical signals in a social insect. *Naturwissenschaften*, **99**, 245–248.

- Gordon, D. M.** 1983. Dependence of necrophoric response to oleic acid on social context in the ant *Pogonomyrmex badius*. *Journal of Chemical Ecology*, **1**, 105–111.
- Gordon, D. M.** 1984. The harvester ant (*Pogonomyrmex badius*) midden: refuse or boundary? *Ecological Entomology*, **9**, 403–412.
- Gordon, D. M. & Mehdiabadi, N. J.** 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45**, 370–377.
- Graham, C. E.** 2007. Necrophoresis and the behavioral responses of the European red ant, *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera: Formicidae) to the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. *Electronic Theses and Dissertations*, Paper 1229 (<http://digitalcommons.library.umaine.edu/etd/1229>).
- Grimaldi D. & Engel M. S.** 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York, USA, p. 755.
- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G.** 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 699–711.
- Guerrieri, F. J., Nehring, V., Jørgensen, Ch. G., Nielsen, J., Galizia, C. G. & d'Ettorre, P.** 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 2461–2468.
- Hart, A. G. & Ratnieks, F. L. W.** 2001. Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 387–392.
- Hart, A. G., Bot, A. N. M. & Brown, M. J. F.** 2002. A colony-level response to disease control in a leaf-cutting ant. *Naturwissenschaften*, **89**, 275–277.
- Haskins, C. P. & Haskins, E. F.** 1974. Notes on necrophoric behavior in the archaic ant *Myrmecia vindex* (Formicidae: Myrmeciinae). *Psyche*, **81**, 258–267.
- Heinze, J. & Walter, B.** 2010. Moribund ants leave their nests to die in social isolation. *Current Biology*, **20**, 249–252.
- Holbrook, C. T., Barden, P. M. & Fewell, J. H.** 2011. Division of labor increases with colony size in the harvester ant *Pogonomyrmex californicus*. *Behavioral Ecology*, **22**, 960–966.
- Horstmann, K.** 1970. Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polystena* Foerster) im Eichenwald. *Oecologia*, **5**, 138–157.
- Horstmann, K.** 1972. Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polystena* Foerster) im Eichenwald. *Oecologia*, **8**, 371–390.

- Howard, D. & Tschinkel, W. R.** 1976. Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavior*, **56**, 1–2.
- Hölldobler, B.** 1988. *Communication and Competition in Ant Communities Evolution and Coadaptation in Biotic Communities*. University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 95–124.
- Hölldobler B. & Wilson E. O.** 1977. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (LATREILLE). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **74**, 2072–2075.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O.** 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Julian, G. E., Cahan, S.** 1999. Undertaking specialization in the desert leaf-cutting ant *Acromyrmex versicolor*. *Animal Behaviour*, **58**, 437–442.
- Jost, C., Verret, J., Casellas, E., Gautrais, J., Challet, M., Lluc, J., Blanco, S., Clifton, M. J. & Theraulaz, G.** 2007. The interplay between a self-organized process and an environmental template: corpse clustering under the influence of air currents in ants. *Journal of the Royal Society Interface*, **4**, 107–116.
- Karmakar, R., Banik, S., Biswas, T., Brahmachary, R. & Sahu, Ch. R.** 2012. A captive study on activity-rest, nesting and aggression behavior of an indian ant species, *Polyrhachis lacteipennis* (Smith 1858) (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **65**, 71–78.
- Keller, L. & Gordon, E.** 2010. *The Lives of Ants*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kok-Boon, N., Beng-Keok, Y., Kunio, T., Tsuyoshi, Y. & Chow-Yang, L.** 2012. Do Termites Avoid Carcasses? Behavioral Responses Depend on the Nature of the Carcasses. *Plos One*, **7**, 1–11.
- Konrad, M., Vyleta, M. L., Theis, F. J., Stock, M., Tragust, S., Klatt, M., Drescher, V., Marr, C., Ugelvig, L. V. & Cremer, S.** 2012. Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. *Plos One*, **10**, 1–15.
- Lahav, S., Soroker, V. & Hefetz, A.** 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften*, **86**, 246–249.
- Le Moli, F., Grasso, D. A., D’Ettorre, P. & Mori, A.** 1993. Intraspecific slavery in *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae): field and laboratory observations. *Insectes Sociaux*, **40**, 433–437.
- Lenoir, A., Fresneau, D., Errard, Ch. & Hefetz, A.** 1999. *Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept*. C. Detrain és mtsai. (szerk.) *Information Processing in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, Basel, Svájc, pp. 219–237.

- Lenoir, A., Depickère, S., Devers, S., Christidès, J.-Ph. & Detrain, C.** 2009. Hydrocarbons in the ant *Lasius niger*: from the cuticle to the nest and home range marking. *Journal of Chemical Ecology*, **35**, 913–921.
- Levings, S. C. & Traniello, J. A.** 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*, **88**, 265–321.
- López-Riquelme, G. O., Malo, E., Cruz-López, L. & Fanjul-Moles, M. L.** 2006. Antennal olfactory sensitivity in response to task-related odours of three castes of the ant *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiological Entomology*, **31**, 353–360.
- Lőrinczi, G.** 2011. Density and spatial pattern of nests in sub-Mediterranean ground-dwelling ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Community Ecology*, **12**, 51–57.
- Mabelis, A. A.** 1979. Wood ant wars: the relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Först.). *Netherlands Journal of Zoology*, **29**, 451–620.
- Mabelis, A. A.** 1984. Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, **34**, 1–20.
- Marikovsky, P. I.** 1962. On some features of behaviour of the ants *Formica rufa* L. infected with fungus disease. *Insectes Sociaux*, **2**, 173–179.
- Marikovsky, P. I.** 1963. The ants *Formica sanguinea* as pillagers of *Formica rufa* Lin. nests. *Insectes Sociaux*, **10**, 119–128.
- Markó, B. & Czechowski, W.** 2004. *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflict and coexistence. *Annales Zoologici*, **54**, 365–378.
- Markó, B. & Czechowski, W.** 2012. Space use, foraging success and competitive relationships in *Formica cinerea* (Hymenoptera Formicidae) on sand dunes in southern Finland. *Ethology Ecology & Evolution*, **24**, 149–164.
- Martin, S. & Drijfhout, F.** 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, **35**, 1151–1161.
- Martin, M., Chopard, B. & Albuquerque, P.** 2002. Formation of an ant cemetery: swarm intelligence or statistical accident? *Future Generation Computer Systems*, **18**, 951–959.
- Martin, S. J., Helanterä, H., Kiss, K., Lee, Y. R., & Drijfhout, F. P.** 2009. Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica exsecta* ants. *Insectes Sociaux*, **56**, 375–383.



- Mori, A., és Le Moli, F.** 1988. Behavioral plasticity and domestic degeneration in facultative and obligatory slave-making ant species (Hymenoptera Formicidae). *Italian Journal of Zoology*, **22**, 271–285.
- Mori, A., Grasso, D. & Le Moli, F.** 2000. Raiding and foraging behavior of the blood-red ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formividae). *Journal of Insect Behavior*, **13**, 421–437.
- Mori, A., Grasso, D. A., Visicchio, R. & Le Moli, F.** 2001. Comparison of reproductive strategies and raiding behavior in facultative obligatory slave-making ants: the case of *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens*. *Insectes Sociaux*, **48**, 302–314.
- Nehring, V., Dani, F. R., Turillazzi, S., Boomsma, J. J. & d'Ettore, P.** 2015. Integration strategies of a leaf-cutting ant social parasite. *Animal Behavior*, **108**, 55–65.
- Oi, D. H. & Pereira, R. M.** 1993. Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, **76**, 63–74.
- Okuno, M., Tsuji, K., Sato, H. & Fujisaki, K.** 2012. Plasticity of grooming behavior against entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the ant *Lasius japonicus*. *Journal of Ethology*, **30**, 23–27.
- Oster, G. F. & Wilson, E. O.** 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pamminger, T., Scharf, I., Pennings, P. S., & Foitzik, S.** 2011. Increased host aggression as an induced defense against slave-making ants. *Behavioral Ecology*, **22**, 255–260.
- Pamminger, T., Leingärtner, A., Achenbach, A., Kleeberg, I., Pennings, P. S. & Foitzik, S.** 2012. Geographic distribution of the anti-parasite trait “slave rebellion”. *Evolutionary Ecology*, **27**, 39–49.
- Pereira, R. M. & Stimac, J. L.** 1992. Transmission of *Beauveria bassiana* within nests of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Environmental Entomology*, **21**, 1427–1432.
- Perez, M., Giurfa, M. & d'Ettore, P.** 2015. The scent of mixtures: rules of odour processing in ants. *Scientific Reports*, **5**, 1–9.
- Pisarski, B. & Vepsäläinen, K.** 1989. Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, **42**, 321–329.
- Pisarski, B., Czechowski, W. & Yamauchi K.** 1994. Multiple mating and queen adopting in the wood ant *Formica polyctena* Foerst (Hymenoptra, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, **48**, 267–278.

- Qui, H.-L., Lu, L.-H., Shi, Q.-X., Tu, C.-C., Lin, T. & He, Y.-R.** 2015. Differential necrophoric behaviour of the ant *Solenopsis invicta* towards fungal infected corpses of workers and pupae. *Bulletin of Entomological Research*, **105**, 607–614.
- R Core Team.** 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Letöltve <http://www.Rproject.org/>.
- Radchenko, A. G.** 1997. A review of ants of the genus *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae). Subgenus *Camponotus* s. str. *Zoologicheskii Zhurnal*, **76**, 554–564 (orosz nyelven angol absztrakttal).
- Ramos V., Muge F. & Pina P.** 2002. *Self-organized data and image retrieval as a consequence of inter-dynamic synergistic relationships in artificial ant colonies*. Soft Computing Systems - Design, Management and Applications, Proceedings of the 2nd International Conference on Hybrid Intelligent Systems, IOS Press, pp. 500–509.
- Ratnieks, F. L. W. & Anderson, C.** 1999. Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux*, **46**, 95–108.
- Reber, A., Purcell, J., Buechel, S. D., Buri, P. & Chapuisat, M.** 2011. The expression and impact of antifungal grooming in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 954–964.
- Renucci, M., Turrard, A. & Provost, E.** 2011. Complex undertaking behavior in *Temnothorax lichtensteini* ant colonies: from corpse-burying behavior to necrophoric behavior. *Insectes Sociaux*, **58**, 9–16.
- Ribeiro, P. L. & Navas, C. A.** 2007. The leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*, FOREL, 1908 prefers drier chambers for garbage disposal. *Journal of Insect Behavior*, **20**, 19–24.
- Rosengaus, R. B. & Traniello, J. F. A.** 2001. Disease susceptibility and the adaptive nature of colony demography in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 546–556.
- Rosset, H., Keller, L. & Chapuisat, M.** 2005. Experimental manipulation of colony genetic diversity had no effect on short-term task efficiency in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**, 87–98.
- Rudolf, V. H. W. & Antonovics, J.** 2007. Disease transmission by cannibalism: rare event or common occurrence? *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 1205–1210.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K.** 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, **51**, 135–155.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K.** 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos*, **56**, 3–16.

- Savolainen, R., Vepsäläinen, K. & Wuorenrinne, H.** 1989. Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oekologia*, **81**, 481–486.
- Scharf, I., Pamminger, T. & Foitzik, S.** 2011. Differential response of ant colonies to intruders: attack strategies correlate with potential threat. *Ethology*, **117**, 731–739.
- Scharf, I., Modlmeier, A. P., Fries, S., Tirard, C. & Foitzik, S.** 2012. Characterizing the collective personality of ant societies: aggressive colonies do not abandon their home. *Plos One*, **7**, 1–7.
- Schmid-Hempel, P.** 2005. Evolutionary ecology of insect immune defences. *Annual Review of Entomology*, **50**, 529–551.
- Seifert, B.** 2007. *Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas*. Lutra Verlags und Vertriebsgesellschaft, Görlitz.
- Sendova-Franks, A. & Franks, N. R.** 1993. Task allocation in ant colonies within variable environments (a study of temporal polyethism: experimental. *Bulletin of Mathematical Biology*, **55**, 76–96.
- Sendova-Franks, A. & Franks, N. R.** 1995. Spatial relationships within nests of the ant *Leptothorax unifasciatus* (Latr.) and their implications for the division of labour. *Animal Behaviour*, **50**, 121–136.
- Skidmore, B. A. & Heithaus, E. R.** 1988. Lipid cues for seed-carrying by ants in *Hepatica americana*. *Journal of Chemical Ecology*, **14**, 2185–2196.
- Soeprono, A. M. & Rust, M. K.** 2004. Effect of horizontal transfer of barrier insecticides to control argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, **97**, 1675–1681.
- Sorvari, J., Theodora, P., Turillazzi, S., Hakkarainen, H. & Sundström, S.** 2008. Food resources, chemical signaling, and nestmate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology*, **19**, 441–447.
- Staeger, R.** 1926. Unterirdische “Grabkammern” in einem nest von *Formica pratensis*. *Folia Myrmecologica et Termitologica*, **1**, 14–16 és 17–21.
- Stapley, L.** 1999. Physical worker castes in colonies of an acacia-ant (*Crematogaster nigriceps*) correlated with an intra-colonial division of defensive behaviour. *Insectes Sociaux*, **46**, 146–149.
- Stukalyuk, S. V. & Radchenko, V. G.** 2011. Structure of multi-species ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) in the Mountain Crimea. *Entomological Review*, **91**, 15–36.
- Sun, Q. & Zhou, X.** 2013. Corpse management in social insects. *International Journal of Biological Sciences*, **9**, 313–321.

- Theraulaz, G., Bonabeau, E., Nicolis, S. C., Solé, R. V., Fourcassié, V., Blanco, S., Fournier, R., Joly, J. L., Fernández, P., Grimal, A., Dalle, P. & Deneubourg, J. L.** 2002. Spatial patterns in the ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 9645–9649.
- Therneau, T.** 2013. A package for survival analysis in S. R csomag verzió 2.37-4 <http://CRAN.R-project.org/package=survival>, leközölve 2013 március 27.
- Tragust, S., Ugelvig, L. V., Chapuisat, M., Heinze, J. & Cremer, S.** 2013. Pupal cocoons affect sanitary brood care and limit fungal infections in ant colonies. *BMC Evolutionary Biology*, **13**, 225–235.
- Trumbo, S. T., Huang, Zhi-Y. & Robinson, G. E.** 1997. Division of labor between undertaker specialists and other middle-aged workers in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 151–163.
- Ulyshen, M. D. & Shelton, T. G.** 2012. Evidence of cue synergism in termite corpse response behavior. *Naturwissenschaften*, **99**, 89–93.
- Van Beeren, Ch., Maruyama, M., Hashim, R. & Witte, W.** 2011. Differential host defense against multiple parasites in ants. *Evolutionary Ecology*, **25**, 259–276.
- Van Wilgenburg, E., Clémencet, J. & Tsutsui, N. D.** 2010. Experience influences aggressive behaviour in the Argentine ant. *Biology Letters*, **6**, 152–155.
- Van Wilgenburg, E., Symonds, M. R. E. & Elgar, M. A.** 2011. Evolution of cuticular hydrocarbon diversity in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 1188–1198.
- Van Zenden, J. S., Dreier, S. & d'Ettore, P.** 2009. Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. *Journal of Insect Physiology*, **55**, 158–163.
- Vargo, E. L. & Passera, L.** 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 161–169.
- Väänänen, S., Vepsäläinen, K. & Savolainen, R.** 2010. Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici*, **60**, 57–67.
- Vepsäläinen K.** 1978. Coexistence of two competing corixid species (Heteroptera) in an archipelago of temporary rock pools. *Oecologia*, **37**, 177–182.
- Vepsäläinen K. & Pisarski B.** 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*, **19**, 327–335.
- Visscher, P. K.** 1983. The honey bee way of death: necrophoric behaviour in *Apis mellifera* colonies. *Animal Behaviour*, **31**, 1070–1076.

- Waddington, S., J. & Hughes, W. O. H.** 2010. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 1219–1228.
- Wasmann, E.** 1891. *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Amaisen. Aschendorffschen Buchdruckerei, Münster in Westphalien*, VII, p. 262.
- Whitehouse, M. E. A. & Jaffe, K.** 1996. Ant wars: combat strategies, territory and nest defence in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Animal Behaviour*, **51**, 1207–1217.
- Wilson, E. O.** 1958. A chemical releaser of alarm and digging behavior in the ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Psyche*, **65**, 41–51.
- Wilson, E. O.** 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 143–156.
- Wilson, E. O., Durlach, N. I. & Roth, L. M.** 1958. Chemical releasers of necrophoric behaviour in ants. *Psyche*, **65**, 108–114.
- Wiltz, B. A., Suiter, D. R. & Gardner, W. A.** 2010. Activity of Bifenthrin, Chlorfenapyr, Fipronil, and Thiamethoxam against red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, **103**, 754–761.
- Yao, M., Rosenfeld, J., Attridge, S., Sidhu, S., Aksenov, V. & Rollo, C. D.** 2009. The ancient chemistry of avoiding risks of predation and disease. *Evolutionary Biology*, **36**, 267–281.
- Yanagawa, A., Yokohari, F. & Shimizu, S.** 2009. The role of antennae in removing entomopathogenic fungi from cuticle of the termite, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Insect Science*, **9**, 1–9.

## 8. Összefoglalás

A szociális viselkedés, minden előnye ellenére, számos negatív hatással is rendelkezik, ugyanis az egyedek közti intenzív kapcsolatok elősegíthetik a gombák és paraziták gyors terjedését, továbbá a csoportos tevékenység és életmód révén nagy mennyiségű hulladék halmozódhat fel, melynek egyik különleges komponensét képezik a fészektársak tetemei. A hangyafészken belül felgyülemelő hulladék elősegítheti a patogén mikroorganizmusok és gombák gyors megtelepedését, így ebből adódóan a hulladékkezelés egyike azon feladatoknak, mely mind a kolóniára, mind az azt végző dolgozókra nézve veszélyekkel járhat, ezért a munkamegosztás révén csökkenthető a fertőzésveszély.

A negatív hatások ellensúlyozására számos védekezési stratégia alakult ki, melyek közül a leghatékonyabb a tetemek hulladékkupacra való cipelése. A fészekből ily módon kikerülő tetemeket számos faj táplálékként is hasznosíthatja, ugyanis a rovar tetemek fogyasztása, beleértve más hangyafajok tetemeit is, egy széles körben elterjedt stratégia a mindenevő hangyafajok esetében. A fészektársak tetemfogyasztását csak egy pár munkában említik, azonban úgy tűnik, hogy a fészekben megjelenő tetemeket, vagy a csatározások során elpusztultakat is hasznosíthatják táplálékként. Ezen túlmenően, egyes újabb kutatások arra is rávilágítottak, hogy a tetemek felhasználhatóak interspecifikus konfliktushelyzetekben is, hiszen megfelelő helyen való elhelyezésük negatív hatással lehet a megtámadott kolónia viselkedésére. Ezen viselkedés azt is feltételezi, hogy a hangyák felismerik a különböző fajok tetemeit, és eltérő módon reagálnak rájuk, így a tetemekre adott válaszreakció alapján feltételezhető, hogy az elpusztult egyedek jelzésértékkel is bírhatnak különböző helyzetekben.

### Célkitűzések

Vizsgálataink során szabadföldi és laboratóriumi körülmények között vizsgáltuk egyes *Formica* fajok és a *P. rufescens* esetében a fészkeik közelében kísérletesen elhelyezett (1) rivális fajok tetemei által kiváltott reakciókat. A különböző fajú tetemekkel szembeni reakció vizsgálata mellett, megfigyeltük a saját tetemek felhasználását, mint (2) potenciális táplálékforrások, valamint (3) szerepüket egy esetleges gombafertőzés terjesztésében/továbbadásában is. Végző soron elemeztük a (4) hulladékkezelés során jelentkező munkamegosztást különböző kolóniaszerveződési szinteken.

## Anyagok és módszerek

Az első kérdéskör vizsgálatát, mind terepi, mind laboratóriumi körülmények között elvégeztük, melynek során a fészkek bejárata elé, illetve a kereső arénákba 10-10 fagyasztással megölt egyed tetemét helyeztük ki, és lejegyeztük a tetemek elszállítási idejét és irányultságát, valamint a szállító egyedek számát és azok viselkedését. Munkánk során különböző eredetű tetemeiket használtunk: kontrollként fészektárs (*F. cinerea*, *F. sanguinea*, *P. rufescens* és *F. polycтена*), rivális fajtárs, szubmisszív *F. fusca* esetenként *F. rufibarbis*, rabszolgatartó fajok és rabszolgáik, valamint territoriális vöröshangyák (*F. truncorum*, *F. polycтена* és *F. pratensis*). A fentiek mellett laboratóriumi körülmények között összehasonlítottuk a két rabszolgatartó faj esetében, egymás, valamint a potenciális rabszolga fajok tetemei által kiváltott reakciókat is.

A tetemek szerepét, mint potenciális táplálékforrások, a fészektárs *F. polycтена*, valamint a potenciális zsákmányfajként szolgáló *D. melanogaster* esetében vizsgáltuk. A mesterséges tetemszag hatását tesztelendő, vizsgálatainkat mindkét esetben megismételtük tömény olajsavba mártott tetemekkel is. Az elpusztult fészektárs egyedek fogyasztását megfigyeltük éheztetett és éheztetés után újra normálisan etetett kolóniák, valamint régi (7 napos) fészektárs és rivális *C. vagus* egyedileg jelzett és lemért tetemeinek esetében is.

A tetemeknek egy fertőzés terjesztésében betöltött szerepét egy emtomopatogén gomba, a *B. bassiana* spóráival és hifáival fertőzött fészektárs *F. polycтена* tetemein teszteltük. A hulladékkezelés során jelentkező munkamegosztást kaszt és egyedi szinten is megvizsgáltuk a polimorf dolgozókkal rendelkező *C. aethiops* esetében, melynek egyedei kis, közepes és nagy kasztokba sorolhatók.

## Eredmények

**Terepi vizsgálatunk** eredményei alapján a *F. cinerea* egyértelműen másképp reagált a különböző típusú tetemekre: a *F. sanguinea* és a territoriális vöröshangya tetemek szignifikánsan agresszívebb reakciót váltottak ki, és gyorsabban szállították el azokat, mint a *F. fusca*, valamint a fajtársak és a fészektársak tetemeit. A tetemek nagy részét a fészekbe szállította. **Laboratóriumi vizsgálataink** során a *F. cinerea* esetében hasonló reakciót kaptunk, legalábbis a főbb riválisokkal szemben, mint a terepi vizsgálatok esetében, azonban érdekes különbségek is adódtak a más élőhelyről származó kolóniák miatt.

Ugyancsak intenzív reakciót kaptunk a *F. sanguinea* és rabszolgája, valamint a territoriális vöröshangya *F. pratensis*-szel szemben.

A **két rabszolgatartó faj** összehasonlítása során azt találtuk, hogy a *F. sanguinea* esetében a *Polyergus rufescens* és rabszolgája váltották ki a legintenzívebb reakciót, melyet a fajtárs és rabszolgájának tetemei által kiváltott reakció követett. Azon fajok tetemeit, melyekkel feltehetően nem találkozott az adott kolónia természetes körülmények között, lassan szállította el, és az egyszerű táplálkozási viselkedéshez hasonló reakciót produkált. A *Polyergus rufescens* kis eltérésekkel, de gyorsaságban és intenzitásban hasonlóan reagált a különböző fajok tetemeire, a fajtárs rabszolgatartó és rabszolgájának tetemeit leszámítva, melyre intenzív választ kaptunk. A ***F. polycтена*** esetében meglepő módon a rivális *F. truncorum* tetemek nem váltottak ki intenzív reakciót, mely alul maradt a szubmisszív *F. fusca* által kiváltott reakciónál is. A legagresszívabb reakciót a *F. sanguinea* tetemek váltották ki, melyet az idegen fajtárs tetemek által előidézett válasz követett.

Az idegen fajok tetemeinek elkülönítése mellett, a *F. polycтена* dolgozóiból eltérő reakciót váltottak ki az **olajsavval** kezelt fészektárs, valamint a kezelt és kezeletlen potenciális táplálékfaj (*D. melanogaster*) tetemek. A tetemek felületén megjelenő koncentrált olajsav a tetemek gyors temetését majd fészekbe szállítását váltotta ki mindkét tetemtípus esetében. A kezeletlen *D. melanogaster* tetemekkel szemben tapasztalt reakció mind gyorsaságban, mind agresszivitásban eltért minden más tetemtípus esetében tapasztaltaktól. A fészektárs tetemek elszállítás utáni **elfogyasztási arányát (kannibalizmusát)** vizsgálva azt találtuk, hogy a tetemek nagy része a fészekbe került. A jelölt tetemek legnagyobb arányú fogyasztását az éhes kolóniák esetében tapasztaltuk, míg a legnagyobb mértékben a rivális *C. vagus* tetemeket darabolták fel. Az éhezési stresszt követően a saját tetemek fogyasztása emelkedett maradt, valamint a régi tetemek fogyasztása is jelentősnek bizonyult.

A **gomba spórákkal** és azok **hifáival** fertőzött fészektárs tetemeket eltérő reakciót váltottak ki a *F. polycтена* dolgozókból. A spórával borított tetemek intenzív tisztogató reakciót idéztek elő, míg a hifás tetemeket sok agresszíven viselkedő egyed intenzíven, hosszú ideig tisztogatta és harapdálta. Érdekes módon mindkét tetemtípust nagy arányban a fészekbe szállították.

A hulladékkezelésben résztvevő *C. aethiops* dolgozók **munkamegosztásának** vizsgálata során azt találtuk, hogy a másik két kaszthoz képest alacsonyabb hulladékkezelési aktivitás figyelhető meg a major dolgozók esetében. A kis és a közepes kaszton belül egyedi



szintű különbségeket tapasztaltunk, mind a hulladékkezelési, mind más feladatok esetében. Kaszttól függetlenül a kereső dolgozók kb. 15%-a specializálódott időszakosan hulladékkezelésre, míg kb. 67%-a generalistaként volt jelen.

## Diszkusszió

Eredményeink alapján elmondható, hogy összefüggés észlelhető a válasz intenzitása és milyensége, valamint a tetem típusa között. A különböző fajok tetemei esetében a reakció leginkább a két faj kapcsolatának természetétől függ, és legfőképpen a főbb riválisokkal szemben mutat meghatározott jellemvonásokat, mely reakció genetikailag kódolt lehet. Úgy tűnik, hogy a rabszolgatartó, valamint a territoriális fajok tetemeivel szemben, melyek könnyedén a kolónia fitneszének hanyatlását vagy pusztulását okozhatják, van egy specifikus védekezési mód, mely a tetemek gyors elszállításán és/vagy feldarabolásán alapul. Mindkét rabszolgatartó faj esetében különbséget találtunk a fészektárs, fajtárs, és potenciális rabszolga fajok tetemei által kiváltott reakcióban, így feltételezhető, hogy a rabszolgatartó fajok, a nagyarányú CHC-profil hasonlóságok ellenére különbséget tudnak tenni, a rabszolga és a potenciális rabszolga fajok között. A tetemek nagy többségét mindenik faj a fészekbe cipelte, mely jellemvonásnak a konfliktus elkerülése mellett, fontos szerepe lehet a fészekben lévő, naiv egyedek potenciális riválisokkal való megismertetésében, továbbá a fészekbe kerülő tetemek nagy többségét táplálékforrásként hasznosíthatják.

Eredményeink alapján arra következtethetünk, hogy a fészektárs tetemeinek a fészekbe cipelése a hatékony patogén felismerésnek köszönhetően nem jelent nagy fertőzésveszélyt, így fogyasztásuk sokkal közönségesebb lehet, mint előzőleg ismeretes volt, és jelentősen függhet a kolónia állapotától és a táplálékkínálattól. Annak ellenére, hogy nem találtunk egy csak erre a feladatra specializált dolgozói kasztot, úgy tűnik, hogy e feladatkör hatékonyságának növelése a *Camponotus aethiops* esetében egyes dolgozók időszakos specializációja révén valósul meg, ezáltal csökkentve a fertőzési prevalenciát, hozzájárulva a kolónia túléléséhez. Feltehetően, a temetők létesítése, a hulladékkezelés esetében való munkamegosztás, valamint a tetemek elcipelése és elkerülése mellett, a *Formica* fajoknál a tetemek feldarabolása egy sokkal elterjedtebb és fontosabb módja a fertőzések elkerülésének és megelőzésének, mint azt eddig gondolták.

Összességében elmondható, hogy a hangyatenetek, amellet hogy potenciális fertőzésveszélyt jelentő hulladékelemek egy kolónián belül, számos más funkcióval bírhatnak. Eredményeink alapján valószínűsíthető, hogy a *Formica* fajok esetében jelentős

szerepük lehet a fajon belüli és fajok közötti kommunikációban, fontos táplálékforrást képezhetnek, valamint jelenlétük információval szolgálhat egy kolónia számára a környező rivális kolóniák helyzetéről, esetleges támadásokról, vagy a saját kolónia állapotáról is.

## 9. Summary

Social life, besides its advantages involves major negative effects, since the intensive contacts among individuals can contribute to the fast spread of pathogens. Further on, social activities and lifestyle can lead to the accumulation of waste materials in high amounts, among which corpses are the most important components. The accumulation of wastes inside a nest can promote the establishment of pathogen microorganisms and fungi, therefore waste management, although essential for the colony's survival, represents risk for the performing workers due to the increased probability of getting infected.

In order to counterbalance these negative effects, many social defensive mechanisms have evolved, from which the most effective one is the disposal of corpses on waste piles, i.e. the formation of cemeteries. The corpses can also be used as food source mainly by ant species. The consumption of insect remnants, including those of other ant species, is a widespread phenomenon among ants. Corpse cannibalism is mentioned only in a few works, but it seems that the corpses that appear inside the nest or during a battle can be consumed as food. Some recent researches also highlighted the use of corpses during interspecific conflicts; the appearance of corpses can have negative effects on the behavior of the attacked colony. This behavior let us hypothesize that ants are able to recognize the corpses of different species, and react appropriately. Thus, corpses of different origin may have important signal properties.

### Aims

In our study, we investigated (1) the response of different *Formica* species and that of the slave-maker *Polyergus rufescens* towards corpses of different rival and non-rival ant species. Besides examining the reactions towards corpses of different origin, we also analyzed the differences in the reaction towards nestmate corpses in various situations. We tested (2) the use of these corpses as sources of potential food and (3) infestations. Furthermore, we analyzed (4) the division of labor during waste management at different levels.

### Materials and methods

In order to answer our questions, we performed investigations under field and laboratory conditions. Before the start of our work, we placed 10 freeze-killed corpses in front of the main entrances and inside the search arenas, respectively, and we observed the

behavioral reactions of resident workers towards the corpses of different rival species, the number of nestmate workers around them, and the transport rate and direction of the different corpses. We used several kinds of corpses, namely corpses of nestmates (*F. cinerea*, *F. sanguinea*, *P. rufescens* and *F. polychtena*) as control, non-nestmates, submissive *F. fusca* and in some cases *F. rufibarbis*, slave-makers and their slaves, and territorial wood-ants (*F. polychtena*, *F. pratensis* and *F. truncorum*). In addition, we compared the reactions of the two slave-maker species (facultative *F. sanguinea* and obligate *Polyergus rufescens*) towards each other, their slaves, and corpses of potential slave species under laboratory conditions.

The role of corpses as food sources was tested in the case of the nestmate corpses of *F. polychtena* and the corpses of *D. melanogaster*. The reactions to these corpses were also tested after submerging them in pure oleic acid, as a response to artificial corpse smell. The amount of nestmate corpses used as food sources were further investigated with the help of painted corpses in the case of starved and satiated colonies, and older nestmates and rival *C. vagus* corpses. The experimental corpses were measured both before their intake into the nest and after their placement on the cemetery.

For the analyses of the possible role of the corpses as infection focars, we tested the reactions towards corpses of nestmate *F. polychtena* treated with spores and hyphae of the entomopathogenic fungi *B. bassiana*.

The division of labor in waste management activities at caste and individual level was analyzed in the polymorphic ant species *C. aethiops*, which has workers that can be divided in different size castes, namely minor, media and major.

## Results

On the basis of our findings during the **field experiments**, *F. cinerea* responded in a clearly different way to the different corpses of its competitors. The corpses of the slave-maker *F. sanguinea* and those of the territorial wood ants elicited more aggressive reaction, and they were transported much more quickly than the corpses of the submissive species *F. fusca*, and those of the non-nestmate and nestmate *F. cinerea*. The majority of corpses were transported inside the nest. During our **laboratory experiments** with *F. cinerea*, we found similar reactions, at least towards the major rivals, but there were differences compared to the field observations, due to the different habitat origin of the study colonies. Similarly, we found intensive reactions towards the corpses of the slave maker *F. sanguinea*, its slave species, and the territorial *F. pratensis*.

Comparing the reaction of **the two slave maker species**, we found that in *F. sanguinea*, the corpses of its rival *P. rufescens* and its slave species elicited the most intensive reaction, which was followed by the reaction towards the corpses belonging to non-nestmates and their slaves. The corpses of species that our study species do not meet under natural conditions, were transported slowly, and elicited a similar reaction to food consumption. *P. rufescens* reacted (with small differences) similarly towards the different types of corpses, except the corpses of the non-nestmate *P. rufescens* and its slave, which elicited an intensive reaction. Interestingly, in the territorial *F. polyctena*, the corpses of another territorial species (*F. truncorum*) did not elicit an intensive reaction, which was even less pronounced than the reaction towards the corpses of the submissive *F. fusca*. The most intensive reaction was elicited by the corpses of *F. sanguinea*, which was followed by the corpses of non-nestmates.

Besides the differentiation between the corpses of nestmates and alien species, *F. polyctena* were able to differentiate corpses treated with concentrated **oleic acid** from the untreated ones. Corpses treated with oleic acid elicited a fast burial, and, after a while, they were transported inside the nest. The reaction towards the untreated corpses of *D. melanogaster* elicited a higher level of aggressivity and a faster transport compared to the reactions towards every other corpse type. The analysis of the nestmate **corpse consumption rate** showed an elevation in the case of satiated colonies, and this remained high even after the retake of normal feeding after the starvation-stress. We also found a rather elevated consumption rate in the case of old corpses and those of the rival *C. vagus*. In this latter case, the highest rate of corpses taking apart was observed.

The reactions towards the **infected corpses of different stages** showed an exponential response, and these corpses were clearly differentiated by the workers. Those with spores elicited an intensive grooming, while those with hyphae were surrounded by many aggressive individuals, which cleaned them heavily, and after a while both types were transported inside the nests.

The analysis of the **division of labor** showed that a smaller waste management activity was observed in the case of major workers compared to the other two castes (minor, media). In the case of the minor and media workers, we observed individual differences in the waste management and other activities, as well. 15% of workers (independent from caste) were specialized at least temporarily at waste management, while around 67% were present as generalists.

## Conclusions

On the basis of our results, we can conclude that there is a relationship between the origin of corpses and the intensity of response towards them. The differences in reactions towards corpses belonging to different species depended mostly on the nature of the relationship between the two species under study. It seems that subdominant species have a specific defense mechanism against corpses of slave-maker and territorial wood ants species, which can easily destroy their colonies or decrease their colonial fitness; they get rid of these corpses by a rapid transport and/or a taking apart. In the two slave-maker species we found a difference in the reaction towards the corpses of nestmates, non-nestmates, their slaves and the potential slave species, so we can suppose that the slave maker species can differentiate between these corpses despite the similarities in their CHC-profile. In each studied species, the majority of corpses were transported inside the nest, which may have an important role in the familiarization of the young, naive individuals residing the nest interior with potential rivals. Furthermore, these corpses can be consumed as food.

Our results support the hypothesis that the consumption of corpses may be much more common than previously supposed, and it depends on the state of the colony and food supply. The possibility of infection by consumption of an infected corpse seems to be very low in *F. polychena*, because a very sophisticated parasite recognition system is present; the workers are able to distinguish the corpses infected with hyphae from those infected with the spores of entomopathogenic fungi. Despite the fact that we did not find a worker caste specialized on waste management in *Camponotus aethiops*, it seems that the efficiency of this labor is enhanced by the temporary specialization of some foragers, thereby reducing the contamination probability, contributing to colony survival. Ant corpses, besides being waste elements and representing the risk of contamination inside the nest, can have other roles, as well. On the basis of our results it is likely that in *Formica* species corpses can be part of the within and between species communication, they may represent important food sources, and their presence can signal for a colony the position of rival colonies, possible attacks and even information about the state of the colony itself.

## 10. A dolgozat témaköréből megjelent publikációk jegyzéke

### Tudományos közlemények

**Maák, I.**, Szőke, Zs., Erős, K., Czekes, Zs., Markó, B. (2011): Territorial debates between *Formica pratensis* Retz. and the supercolonial *F. exsecta* Nyl.: conflict or competition? *Entomologica Romanica*, **16**, 7.

**Maák, I.**, Markó, B., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P. & Czechowski, W. (2014): Cues or meaningless objects? Differential responses of the ant *Formica cinerea* to corpses of competitors and enslavers. *Animal Behavior*, **91**, 53–59.

**Maák, I.**, Szántó, A. & Lőrinczi, G. (2014): Waste management in the polymorphic ant *Camponotus aethiops* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Scientiarum Transylvanica*, **21**, 53–65.

**Maák, I.**, Torma, A., Kovács, J., Somogyi, A. Á., Lőrinczi, G. (2015): Differences in the information transmitted through corpses to *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* (major review után leadva).

### Előadások és poszterek megjelent kivonatokkal

**Maák, I.**, Kiss, A., Markó, B. (2015): Waste or food: the fate of corpses in the ant *Formica polycтена* (Hymenoptera: Formicidae).

**Maák, I.**, Lőrinczi, G., Torma, A. (2015): A threat to remember – similar reactions against major foes in populations from geographically distant habitats.

**Maák, I.**, Henrique, P., Juhász, O., Tóth, E. (2015): Fungal infection as imminent threat - responses of *Formica polycтена* towards nestmate corpses in different infection stages.

**Maák, I.**, Markó, B., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P., Czechowski, W. (2015): Ant corpses as signals in *Formica* species (Hymenoptera: Formicidae).

### Előadások és poszterek megjelent kivonatokkal

**Maák, I. E.**, Markó, B., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P. (2012): A *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) hangyafaj eltérő reakciói különböző eredetű

- hangyatekemekre. 13. *Kolozsvári Biológus Napok*, 2012. március 30–31, Kolozsvár, Románia, p. 28.
- Maák, I. E.**, Markó, B., Kovács, J., Somogyi, A., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P. (2012): Mit jeleznek a különböző hangyatelemek a *Formica cinerea*-nak? 4. *Kárpát-medencei Műrmekológus Szimpózium*, 2012. július 30–augusztus 3, Kisnamény, Magyarország, p. 11.
- Maák, I. E.**, Markó, B., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P. (2012): Selective response of *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) to corpses of different origin. *5th Congress of the European Sections of the International Union for the Study of Social Insects*, 2012. augusztus 26–30, Montecatini Terme, Olaszország, p. 92.
- Maák, I. E.**, Kovács, J., Somogyi, A. (2012): Különböző hangyafajok tetemei által kiváltott reakciók a *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) esetében. *IX. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2012. szeptember 5–7, Keszthely, Magyarország, p. 68.
- Kovács, J., **Maák, I. E.**, Somogyi, A. (2012): *Polyergus rufescens* és a *Formica sanguinea* reakciója különböző eredetű hangyatekemekre. *IX. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2012. szeptember 5–7, Keszthely, Magyarország, p. 63.
- Maák, I. E.**, Somogyi, A., Kovács, J. (2013): Response of *Formica sanguinea* Latr. 1798 and its slaves to corpses of rivals. *3rd Central European Section Meeting of the International Union for the Study of Social Insects*, 2013 március 14–18, Kolozsvár, Románia, p. 23.
- Maák, I. E.**, Somogyi, A., Kovács, J. (2013): Mit jeleznek a hangyatelemek a rabszolgotartó *Formica sanguinea* hangyafajnak és rabszolgájának? 14. *Kolozsvári Biológus Napok*, 2013. április 12–14, Kolozsvár, Románia, p. 43.
- Maák, I.**, Kiss, A., Markó, B. (2014): Szemét vagy táplálékforrás: tetemek sorsa a *Formica polyctena* hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae). 15. *Kolozsvári Biológus Napok*, 2014. április 4–6, Kolozsvár, Románia, p. 52.
- Maák, I.**, Szántó, A. (2014): Számít-e a dolgozók mérete a hulladékkezelésben a polimorf *Camponotus aethiops* hangyafaj (Hymenoptera:Formicidae) esetében? 5. *Kárpát-medencei Műrmekológus Szimpózium*, 2014. augusztus 14–17, Szögliget, Magyarország, p. 11.
- Kiss, A., **Maák, I.** (2015): Mikor tekinthető „veszélyesnek” egy hangyatelem? *Beauveria bassiana* gombával fertőzött fészektárs tetemekkel szembeni reakció a *Formica polyctena* esetében. 16. *Kolozsvári Biológus Napok*, 2015. április 16–18, Kolozsvár, Románia, p. 27.



- Maák, I. E.,** Henrique, P., Juhász, O., Tóth, E. (2015): Fungal infection as imminent threat - the responses of *Formica polycтена* workers towards the nestmate corpses in different infection stages. *6th Central European Workshop of Myrmecology*, 2015. július 24–27, Debrecen, Magyarország, p. 22–23.
- Maák, I. E.,** Kiss, A., Markó, B. (2015): Szemét vagy táplálékforrás: tetemek sorsa a *Formica polycтена* hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae). *X. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2015. augusztus 12–14, Veszprém, Magyarország, p. 105.

## 11. Egyéb publikációk jegyzéke

### Tudományos közlemények

- Maák, I.** (2005): Gyógynövények a Bekecsalján. *Tájökológiai Lapok (Journal of Landscape Ecology)*, **3**, 368.
- Erős, K., Csata, E., Gál, Cs., Czekes, Zs., Szász-Len, A.-M., Szőke, Zs., **Maák, I.**, Markó, B. (2011): Hangya-levéltetű-gazdanövény kapcsolatok egy egyedi szuperkoloniális rendszerben a vaslábi Fenékláp határában. In: Markó, B., Sárkány-Kiss, E. (eds.): A Gyergyói-medence: egy mozaikos táj természeti értékei (magyar nyelven). *Presă Universitară Clujeană*, Cluj-Napoca, pp. 131–148.
- Gallé, R., Lőrinczi, G., Szpisjak, N., **Maák, I.**, Torma, A. (2012): Data on the arthropod (Araneae, Formividae, Heteroptera) fauna of floodplain forests at the lower reach of the river Maros/Mureş. In: Körmöczi, L. (ed.): Landscape-scale connections between the land use, habitat quality and ecosystem goods and service in the Mureş/Maros valley. *Tiscia Monograph Series*, pp. 45–66.
- Kanizsai, O., **Maák, I.**, Lőrinczi, G. (2014): The effect of laboratory colony condition on the trophallactic interactions of *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **60**, 247–256.
- Gallé, R., **Maák, I.**, Szpisjak, N. (2014): The effects of habitat parameters and forest age on the ground dwelling spiders of lowland poplar forests (Hungary). *Journal of Insect Conservation*, **18**, 791–799.
- Gallé, L., Kanizsai, O., **Maák, I.**, Lőrinczi, G. (2014): Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **60**, 359–370.
- Bátori, Z., Farkas, T., Vojtkó, A. E., **Maák, I.**, Vojtkó, A. (2014): Veszélyeztetett növényfajok Magyarország erdős és gyepek töbreinek lejtői mentén. *Kanitzia*, **21**, 53–62.
- Gallé, R., Erdélyi, N., Szpisjak, N., Tölgyesi, Cs., **Maák, I.** (2015): The effect of the invasive *Asclepias syriaca* on the ground-dwelling arthropod fauna. *Biologia (Bratislava)*, **70**, 104–112.

## Előkészületben

- Bátori, Z., Farkas, T., Szabó, A., Havadtóti, K., Vojtkó, A. E., Tölgyesi, Cs., Cseh, V., Erdős, L., **Maák, I. E.**, Vojtkó, A. (2015): Cool-adapted plants in microrefugia: how large- and small-scale environmental constraints influence species preservation?
- Czekes, Zs., Benedek, K., Erős, K., **Maák, I. E.**, Pálfi, Zs., Német, E., Markó, B. (2015): Dominance and coexistence: Polydomial *Formica exsecta* shapes rival ant communities on its territory.
- Maák, I.**, Markó, B., Erős, K., Babik, H., Ślipiński, P., Czechowski, W. (2015): Activity modifying effects of the corpses of major rivals (Hymenoptera: Formicidae).
- Maák, I.**, Czekes, Zs., Erős, K., Pálfi, Zs., Markó, B. (2015): Life behind enemy lines: foraging strategy of the territorial ant *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae) within a rival *F. exsecta* Nyl. supercolony.
- Maák, I.**, Lőrinczi, G., Le Quinques, P., Bovet, D., Call, J., d'Ettore, P. (2015): Familiarization with anthropogenic debris: tool use in two *Aphaenogaster* (Hymenoptera: Formicidae) species.
- Somogyi, A. Á., Lőrinczi, G., Kovács, J., **Maák, I.** (2015): Changes in ant assemblages during the succession of planted poplar (*Populus alba*) forests.
- Szilágyi, M., Cseh, V., **Maák, I. E.** (2015): Winter food preference of the long-eared owl (*Asio otus*) in anthropogenic landscapes.

## Előadások és posztterek megjelent kivonatokkal

- Vágási, Cs., Pap, P., Tökölyi, J., **Maák, I.**, Barta, Z. (2007): A toll minőségének változásai Szén cinege (*Parus major*) esetében. *The 8<sup>th</sup> Behavioral Ecology Meeting*, 2007. november 08–11, Kolozsvár, Románia, p. 20.
- Czekes, Zs., Erős, K., **Maák, I. E.**, Szőke, Zs., Kiss, K., Markó, B. (2009): A szuperkoloniális életmód közösség-szervező szerepe a *Formica exsecta* Nylander hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae). *10. Kolozsvári Biológus Napok*, 2009. március 3–4, Kolozsvár, Románia, p. 8.

- Czekes, Zs., Kiss, K., Szőke, Zs., Erős, K., Pál, A., Kocsis, B., Német, E., **Maák, I. E.**, Markó, B. (2009): A szuperkoloniális életmód közösség-szervező szerepe a *Formica exsecta* Nylander hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae) - szezonális és mintázat függő hatások. *VIII. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2009. augusztus 26–28, Szeged, Magyarország, p. 39.
- Erős, K., Szőke, Zs., Czekes, Zs., **Maák, I. E.**, Markó, B. (2009): Levéltetű birtokviszonyok egy territoriális hangyafaj, a *Formica exsecta* Nyl. szuperkolónia területén (Hymenoptera: Formicidae). *VIII. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2009. augusztus 26–28, Szeged, Magyarország, p. 61.
- Maák, I.**, Szőke, Zs., Erős, K., Czekes, Zs., Markó, B. (2009): A *Formica pratensis* Retz. és *Formica exsecta* Nyl. territoriális hangyafajok (Hymenoptera: Formicidae) térhasználata: verseny vagy osztzkodás? *VIII. Magyar Ökológus Kongresszus*, 2009. augusztus 26–28, Szeged, Magyarország, p. 138.
- Czekes, Zs., Erős, K., Szőke, Zs., **Maák, I. E.**, Markó, B. (2010): Density dependent effect of a *Formica exsecta* supercolony on ant community composition and foraging success of rivals. *16th Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, 2010. augusztus 8–13, Koppenhága, Dánia, p. 18.
- Erős, K., Gál, Cs., Csata, E., Czekes, Zs., Szász-Len, A.-M., Szőke, Zs., **Maák, I. E.**, Markó, B. (2010): Within supercolony differences in aphid source sharing among nest in *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). *16th Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, 2010. augusztus 8–13, Koppenhága, Dánia, p. 274.
- Czekes, Zs., Erős, K., Szőke, Zs., **Maák, I. E.**, Markó, B., Kiss, K., Pál, A., Kocsis, B. (2010): Density dependent effect of a *Formica exsecta* supercolony on ant community composition and foraging success of rivals. *3. Kárpát-medencei Mürmekológus Szimpózium*, 2010. szeptember 1–5, Szenté, Románia, p. 5.
- Maák, I. E.**, Szőke, Zs., Erős, K., Czekes, Zs., Markó, B. (2011): Territorial debates between *Formica pratensis* Retz. and the supercolonial *F. exsecta* Nyl.: conflict or competition? *4th Central European Workshop of Myrmecology*, 2011. szeptember 15–18, Kolozsvár, Románia, p. 10.
- Gallé, R., Erdélyi, N., Szpisjak, N., Kovács, J., Somogyi, A., **Maák, I. E.** (2012): A selyemkóró-denzitás kisléptékű hatása ültetett nyaras talajfaunájára (pókok, hangyák,

- ikerszelvényesek). IX. Magyar Ökológus Kongresszus, 2012. szeptember 5–7, Keszthely, Magyarország, p. 46.
- Császár, P., Gallé, R., **Maák, I. E.**, Szpisjak, N., Torma, A. (2013): Futóbogár-együttesek (Coleoptera: Carabidae) szerveződését befolyásoló tényezők Maros menti élőhelyen - előzetes eredmények. 14. Kolozsvári Biológus Napok, 2013. április 12–14, Kolozsvár, Románia, p. 18.
- Czekes, Zs., Erős, K., **Maák, I. E.**, Pálfi, Zs., Bendek, K., Német, E., Markó, B. (2013): Density dependent effect of a *Formica exsecta* supercolony on diversity and structure of co-occurring ant community and foraging strategy of rivals. 5th Central European Workshop of Myrmecology, 2013. szeptember 5–8, Innsbruck, Ausztria, p. 36.
- Erős, K., Markó, B., **Maák, I. E.** (2013): Simple defense mechanisms against a parasitic fungus in *Formica polycтена*. 5th Central European Workshop of Myrmecology, 2013. szeptember 5–8, Innsbruck, Ausztria, p. 74.
- Somogyi, A. Á., **Maák, I. E.**, Lőrinczi, G., Kovács, J. (2013): Successional changes of ant communities in planted poplar forests. 5th Central European Workshop of Myrmecology, 2013. szeptember 5–8, Innsbruck, Ausztria, p. 103.
- Maák, I. E.**, Torma, A., Gallé, R. (2014): Ültetett nyárerdők (*Populus alba*) korának és vegetáció struktúrájának hatása különböző ízeltlábú együttesekre. Tudományoktól a döntéshozatalig: A IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, 2014. november 20–23, Szeged, p. 82.
- Markó, B., Erős, K., **Maák, I. E.**, Babik, H., Ślipiński, P. (2015): Pollen as alternative source for submissive species in suboptimal circumstances. 6th Central European Workshop of Myrmecology, 2015. július 24–27, Debrecen, Magyarország, p. 23–24.
- Gallé, L., Kanizsai, O., **Maák, I. E.**, Lőrinczi, G. (2015): Plesiobiosis between *Lasius psammophilus* and *Plagiolepis taurica* in artificial shelters. 6th Central European Workshop of Myrmecology, 2015. július 24–27, Debrecen, Magyarország, p. 34.
- Lőrinczi, G., Módra, G., **Maák, I. E.** (2015): Tool use and preference in the foraging of *Aphaenogaster subterranea* (Hymenoptera: Formicidae). 6th Central European Workshop of Myrmecology, 2015. július 24–27, Debrecen, Magyarország, p. 41–42.
- Lőrinczi, G., Módra, G., **Maák, I. E.** (2015): Eszközhasználat és -preferencia a nyeles hangya (*Aphaenogaster subterranea*) táplálékszerzése során. X. Magyar Ökológus Kongresszus, 2015. augusztus 12–14, Veszprém, Magyarország, p. 104.